ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 84

4

АПРЕЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1999

УДК 582.894 : 581.47 : 581.48

© А. Л. Тахтаджян, В. И. Трифонова

АНАТОМИЯ ПЛОДА И СЕМЕНИ РОДА *KALIPHORA* (*KALIPHORACEAE*) В СВЯЗИ С ЕГО ТАКСОНОМИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ

A. L. TAKHTAJAN, V. I. TRIFONOVA. FRUIT AND SEED ANATOMY OF THE GENUS *KALIPHORA* (*KALIPHORACEAE*) IN RELATION TO ITS TAXONOMICAL POSITION

Впервые было проведено исследование анатомического строения плода и семени *Kaliphora madagascariensis* — представителя монотипного мадагаскарского сем. *Kaliphoraceae*. Плод и семена этого растения характеризуются своеобразными внешним обликом и анатомическим строением. По типу плода (двукостянки), форме косточки, наличию кампилотропного семени с вниз направленным микропиле, форме зародыша, а также по ряду анатомических признаков перикарпия и семенной кожуры *Kaliphoraceae* четко отличаются от других представителей порядка *Hydrangeales*.

Ключевые слова: *Kaliphora*, анатомия, систематика, плод, семя, перикарпий, семенная кожура, зародыш, эндосперм.

Монотипное семейство *Kaliphoraceae* представлено одним видом *Kaliphora madagascariensis* Hook. f., обитающим в дождевых лесах в центральной части о-ва Мадагаскар на высоте 900—1800 м над ур. м. Это небольшое, сильно ветвистое дерево с очередными цельными кожистыми листьями. Однополые, двудомные, 4-членные цветки, собраны в маленькие, пазушные метельчатые соцветия. Завязь полунижняя, 2-гнездная, с одним семязачатком в каждом гнезде. Плод двукостянка.

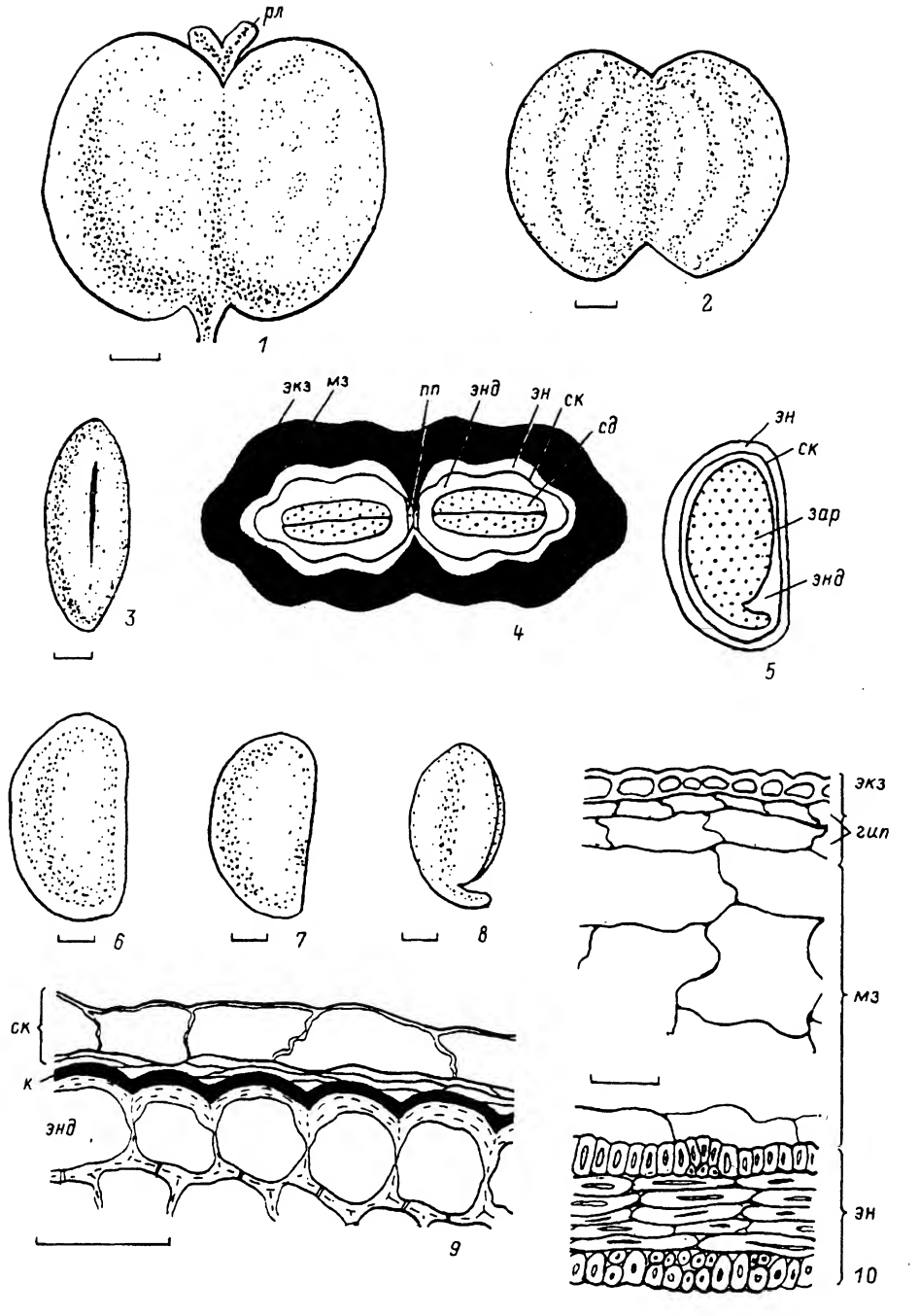
Материал и методика

Нами были исследованы плоды и семена *K. madagascariensis*. Сухие плоды предварительно замачивали на несколько часов в смеси спирт: глицерин: вода (1 : 1 : 1), срезы делали от руки. Для изучения химического состава клеточных стенок и их содержимого были проведены гистохимические реакции на лигнин, масла, белки и крахмал с использованием флороглюцина с HCL, J + KJ и судана III (Прозина, 1960; Фурст, 1979). Анализ микроструктуры поверхности, сколов и срезов семян проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) JSM-35C по стандартной методике. Для сравнения срезы изучали на световом микроскопе Ergaval. При описании семенных покровов, наблюдаемых с помощью СЭМ, мы использовали терминологию W. Barthlott (1981) и W. Barthlott, V. Ehler (1977).

Изученный материал: Madagascar, Antananarivo, Reserved special Ambohitantely. 18° 10′S, 47° 17′ E, 1530 m, 23—24 November 1993, N 3568, G. E. Schats (MO).

Результаты и их обсуждение

Плод *Kaliphora* развивается из полунижней завязи, состоящей из 2 плодолистиков, не полностью сросшихся вдоль их вентральных сторон. Это двойная костянка сплюснуто-шаровидной формы, слегка сжатая перпендикулярно перегородке, разделяющей плодолистики. На верхушке остаются своеобразные рыльца: коммиссураль-



Kaliphora madagascariensis.

1 — плод, *2* — двойная косточка, *3* — косточка (вентральная сторона, видна щель), *4* — поперечный срез плода (схема), *5* — продольный срез семени (схема), *6* — увлажненная косточка, видно просвечивающее семя, *7* — семя, *8* — зародыш, *9* — фрагмент поперечного среза семенной кожуры, *10* — фрагмент поперечного среза перикарпия. *гип* — гиподерма, *зар* — зародыш, *к* — кутикула, *мз* — мезокарпий, *пп* — проводящий пучок, *рл* — рыльце, *сд* — семядоля, *ск* — семенная кожура, *экз* — экзокарпий, *эн* — эндокарпий, *энд* — эндосперм. Масштабная линейка: *1—3*, *6—8* — 1 мм; *9*, *10* — 10 мкм.

ные, с воспринимающей поверхностью, спускающейся вниз по перегородке (см. рисунок, *1*). Зрелый плод — желтого цвета (Capuron, 1969a), в сухом виде — темно-коричневый или буроватый. Размеры сухих плодов, взятых нами для исследования, варьируют от 6.2 до 6.8 мм в длину, от 6.5 до 7.2 мм в ширину и от 2.0 до 2.5 мм в толщину. Костянка содержит 2 односемянные, невскрывающиеся, тонкостенные косточки, не полностью сросшиеся вдоль их вентральных сторон. Щель на вентральной стороне, по мнению R. H. Eyde (1988), является результатом недостаточной лигнификации косточек в области плаценты (см. рисунок, *2, 3*). Перикарпий дифференцирован на 3 зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (см. рисунок, *10*). Наружный слой представлен очень мелкими, слегка тангенциально вытянутыми клетками с сильно утолщенными наружными стенками. Гиподерма состоит из 1(2) слоев более крупных, тангенциально вытянутых клеток. Мезокарпий многослойный, около 500 мкм толщиной и образован очень крупными тонкостенными паренхимными клетками. Слои, прилегающие к эндокарпию, как правило, слегка сдавлены (см. рисунок, *10*). Флобафены более или менее равномерно распределены по всем паренхимных клеткам плода. Косточка округло-почковидной формы, сжатая перпендикулярно перегородке, разделяющей их, 5.0—5.6 мм дл., 3.0—3.4 мм шир. и 1.8—2.3 мм толщ., с неровной, слегка ребристой под лупой поверхностью. Поперечный срез косточки округло-эллипсовидный, туполопастный (см. рисунок, *4*). Косточка светло-желтого цвета, при смачивании она становится прозрачной и сквозь нее четко видно темноокрашенное семя (см. рисунок, *6*). Поверхность косточки неправильно-струйчатая (см. таблицу-вклейку, *1*). В результате разрушения семенной кожуры косточка не плотно прилегает к семени. Эндокарпий сравнительно тонкий, в промежутках между ребрами около 100 мкм толщ. Он состоит из нескольких слоев (8—10) тангенциально вытянутых (на поперечном срезе) склереид. В боковых частях косточки, на ее плоской стороне склереиды двух типов. Наружный и внутренний слои (редко их по два) состоят из более или менее округлых или слегка вытянутых склереид, а средние слои (6—8) — из тангенциально вытянутых склереид (см. рисунок, *10*). В лопастях число слоев увеличивается, в них наблюдаются остатки проводящих пучков.

Семя развивается из кампилотропного, судя по описанию R. Capuron (1969a) и фотографии Eyde (1988), семязачатка. Семязачаток приподнимающийся, прикреплен вентральной стороной к перегородке (чуть ниже ее середины), отделяющей плодолистики. Выше места прикрепления семязачатка перегородка прерывается (Capuron, 1969a; Eyde, 1988). Семязачаток апотропный, т. е. с микропиле, направленным вниз и обращенным к основанию завязи, что было впервые отмечено Capuron (1969a). На более ранних рисунках, начиная с J. Hooker (1871) и включая M. Keraudren (1958), семя ошибочно изображалось с микропиле, направленным вверх, и соответственно с зародышем, корешок которого был обращен вверх. Семя продолговато-почковидное, сжатое с боков, повторяет форму косточки, около 5.0 мм дл., 3.0 мм шир. и 2.0 мм толщ., коричневое или темно-коричневое (см. рисунок, *5, 7*); в поперечном сечении — овальное, тупо лопастное (см. рисунок, *4*). Семенной шов (рафе) короткий, что обусловлено кампилотропностью семени, расположен на узкой вентральной стороне, на поверхности семени не различим. Проводящий пучок рафе оканчивается в халазе. Чуть ниже середины вентральной стороны семени находится маленький рубчик, а микропиле — в основании вентральной стороны семени. Поверхность семени мелкоячеистая. Клетки эпидермы изодиаметрические, тетрагексагональные, с нечетким рельефом клеточных границ (см. таблицу-вклейку, *2*).

Семенная кожура описана как пленчатая, тонкая, хрупкая (Wangerin, 1910; Capuron, 1969a). По нашим данным, она недифференцированная и состоит из нескольких слоев сильно сдавленных, тонкостенных, неодревесневших клеток. Между лопастями толщина семенной кожуры не превышает 10 мкм. В зрелом семени экзотеста вместе с нижележащими слоями тесты, как правило, отслаивается. В лопастях семенная кожура лучше сохраняется, она менее сжатая, и в ней различимы отдельные слои. Экзотеста представлена крупными, тонкостенными, тангенциально вытянутыми клетками. Наружный слой мезотесты состоит из сильно сжатых, также

тангенциально вытянутых пустых паренхимных клеток, значительно более крупных, чем клетки экзотесты. Внутренние слои мезотесты, окрашенные в желтоватый цвет, обычно сильно сдавлены, и границы их практически не различимы. Эндотеста как слой недифференцирована, представлена небольшими остатками в просветах между мезотестой и эндоспермом. Теста отделена от эндосперма мощным кутикулярным слоем (см. рисунок, *9*; см. таблицу-вклейку, *3, 4*).

Эндосперм повторяет форму семени, в поперечном сечении он округло-эллипсоидальный, туполопастный, слабо руминированный, мясистый, окружает зародыш кольцом около 200 мкм толщ. По данным Capuron (1969a), оранжеватый, в исследованных нами образцах — светло-коричневого цвета. Эндосперм представлен 6—9 (в лопастях до 10—11) слоями крупных клеток с сильно и неравномерно утолщенными стенками (резервная целлюлоза), пронизанными порами. Наиболее характерен периферический слой из крупных толстенных клеток с выпуклой и значительно более утолщенной наружной стенкой с мощным слоем кутикулы (см. рисунок, *4, 9*; см. таблицу-вклейку, *3, 4*). В клетках эндосперма откладываются многочисленные белковые глобулы, жиры отсутствуют.

Зародыш около 4.5 мм дл., 2.0 мм шир. и 1.5 мм толщ. заполняет бóльшую часть объема семени, дифференцирован на семядоли и корешок, темно-коричневый. Цвет его определяет окраску семени. Семядоли достаточно крупные, до 3.5 мм дл., что составляет около 2/3 длины всего зародыша, плосковыпуклые. Зародышевый корешок сравнительно короткий, 1.0—1.3 мм дл., толстый и слегка загнут на вентральную сторону семени (см. рисунок, *5, 8*). Почечка (плюмула) морфологически не выражена.

Анализ морфолого-анатомических признаков плода и семени *Kaliphora* позволил выявить комплекс признаков, присущих этому роду. Род *Kaliphora* характеризуется своеобразным плодом — двукостянкой, развивающейся из полунижней 2-гнездной завязи. Семя кампилотропное, эпитропное, с микропиле, направленным вниз. Семенная кожура недифференцированная, представлена несколькими сильно сжатыми и большей частью разрушенными слоями. В зрелом семени наружные слои отслаиваются. Сохраняются только внутренние слои из сильно сжатых, частично облитерированных клеток желтоватого оттенка, образующих пленку на поверхности эндосперма. Эндосперм мясистый, с характерным периферическим слоем из крупных клеток с сильно утолщенными выпуклыми наружными стенками и мощным слоем кутикулы. Запасающие вещества — в виде резервной целлюлозы и белковых глобул. Зародыш занимает бóльшую часть объема семени, корешок загнут на вентральную сторону.

Таким образом, по анатомическому строению плода и семени сем. *Kaliphoraceae* занимает обособленное положение в порядке *Hydrangeales*, что хорошо видно при сравнении его с родственными семействами порядка *Hydrangeales*. Для подавляющего большинства семейств этого порядка характерно наличие экзотестальных семян с лигнифицированными клеточными оболочками экзотесты (Немирович-Данченко, Лобова, 1998). Только у представителей 3 монотипных семейств — *Phyllomonaceae*, *Corokiaceae* и *Melanophyllaceae* — пропитанные танинами клеточные оболочки не одревесневают. При этом у *Phyllomonaceae* семена типично экзотестальные, с достаточно сильно утолщенными антиклинальными стенками экзотесты, а у двух других — *Corokiaceae* (Лобова, 1997; в составе *Argophyllaceae*) и *Melanophyllaceae* (Трифонова, 1998) — семенная кожура очень тонкая, с незначительными и равномерно утолщенными клеточными оболочками (*Melanophylla*) или только со слабо утолщенными наружными периклинальными стенками экзотесты (*Corokia*). Такое сходство, вероятно, вызвано наличием у этих 2 родов плодов одного типа — костянки, в котором слабое развитие семенной кожуры можно объяснить тем, что основные механические и защитные функции выполняет твердый, лигнифицированный эндокарпий (косточка). У *Kaliphoraceae* — третьего представителя порядка *Hydrangeales* с плодом костянкой — семенная кожура еще менее развита. Она тонкая, недифференцированная, с отслаивающимися в зрелом семени наружными и промежуточными

слоями. По степени сохранности эндотесты род *Kaliphora* также отличается от большинства представителей порядка *Hydrangeales*, имеющих хорошо развитую эндотесту в виде пигментного слоя. Наличие сжатой, нередко облитерированной эндотесты сближает *Kaliphoraceae* с *Melanophyllaceae* и отчасти с монотипным сем. *Tribulaceae*. Однако у *Tribulaceae* эндотеста в отличие от *Kaliphoraceae* и *Melanophyllaceae* облитерирована только в области халазы, на боковых же сторонах семени она представлена слоем округлых или неправильной формы клеток (Немирович-Данченко, Лобова, 1998).

Род *Kaliphora* обычно включается в сем. *Carnaceae*, но Capuron (1969a) сблизил его с *Montiniaceae*, что было принято и рядом других авторов, в том числе R. Dahlgren (1980) и R. Thorne (1992). Одним из нас (Тахтаджян, 1987) этот род был перенесен в сем.*Melanophyllaceae*, а позднее (Takhtajan, 1994, 1997) выделен в отдельное сем. *Kaliphoraceae*, которое сближается с мадагаскарским сем. *Melanophyllaceae* и особенно с африканско-мадагаскарским сем. *Montiniaceae*. От *Melanophyllaceae* калифоровые отличаются однополыми 4-гленными цветками, створчатыми лепестками, хорошо выраженным нектарным диском, отсутствием прилистников, сосудами с простой перфорацией, отсутствием аксиальной паренхимы и некоторыми другими признаками; от *Montiniaceae* — главным образом створчатыми лепестками, свободными стилодиями, костянковидными плодами и отсутствием аксиальной паренхимы.

Наше исследование строения плода и семени калифоры показывает следующие признаки сходства и различий между этими семействами. *Kaliphoraceae* сближает с монотипным сем. *Melanophyllaceae* наличие плода костянки с твердой косточкой. Однако если у *Melanophylla* плод — 3(2)-гнездная невскрывающаяся костянка с одним-единственным семенем, развивающаяся из нижней завязи, то у *Kaliphora* плод — двойная костянка, развивающаяся из 2-гнездной полунижней завязи, содержащая по одному семени в каждом из гнезд. Различаются эти семейства и по другим признакам. Так, семязачаток у *Kaliphora* кампилотропный, прикреплен чуть ниже середины перегородки; апотропный — с микропиле, направленным вниз. У *Melanophylla* же семязачаток анатропный, подвешен на коротком фуникулусе в верхнем углу гнезда; эпитропный — с микропиле, направленным вверх. Семя у *Kaliphora* округло-почковидное, сжатое с боков, слегка ребристое, без устьиц на поверхности; у *Melanophylla* — веретеновидное, серповидно изогнутое, с большим числом устьиц на поверхности. Существенные различия имеются и в строении семенной кожуры. У *Melanophylla* семенная кожура дифференцированная, с хорошо развитой экзотестой, представленной 3 типами клеток; отличительной чертой ее является наличие клеток-гидроцитов и большого числа устьичных клеток (Трифонова, 1998). У *Kaliphora* семенная кожура недифференцированная, в зрелых семенах наружные и промежуточные слои ее отслаиваются. Эндосперм у *Melanophylla* мощный, занимает почти весь объем семени, с хорошо выраженным алейроновым слоем. У *Kaliphora* эндосперм образует кольцо 200 мкм толщ. вокруг зародыша, плотный, с наружным слоем, представленным крупными клетками с сильно утолщенными наружными периклинальными стенками и толстым слоем кутикулы. Характерным признаком *Kaliphora* является наличие пор в клеточных оболочках эндосперма. *Melanophylla* запасает в эндосперме масла и белки, а у *Kaliphora* присутствуют белки и резервная целлюлоза. В отличие от *Melanophylla* с крошечным бесцветным зародышем с прямым корешком у *Kaliphora* зародыш занимает бóльшую часть объема семени, он окрашен и снабжен корешком, загнутым на вентральную сторону.

От монтинии (*Montiniaceae*) калифора отличается типом плода (у *Montinia* плод — одногнездная локулицидная коробочка с несколькими семенами), формой семени (у *Montinia* оно утолщенное и снабжено крылом, подобно семени *Ulmus*), характером и количеством запасающих веществ эндосперма (у *Montinia* кроме белка в эндосперме содержатся еще и масла, а также очень большое количество резервной целлюлозы — признак, по которому *Montinia* отличается от всех остальных *Hydrangeales*), формой зародыша — достаточно крупного в обоих семействах, но у *Montinia*

он лопатчатый, с прямым, утопленным в семядоли корешком (Milne-Redhead, 1955; Немирович-Данченко, Лобова, 1998). От *Grevea* (второго рода семейства *Montiniaceae*) калифора также отличается типом плода и числом семязачатков (у *Grevea* плод невскрывающийся с несколькими семязачатками), формы семени (у *Grevea* семя шаровидной или яйцевидной формы с выростом на верхушке), формой и размерами зародыша (у *Grevea* он сравнительно небольшой и занимает всего 1/5—1/4 длины семени, лопатчатый). Общим с *Grevea* является наличие окрашенного зародыша, а также зародышевого корешка, расположенного косо по отношению к оси семядолей (Capuron, 1969b; Verdcourt, 1973). Кроме того, у обоих родов семенная кожура слабо дифференцированная или почти недифференцированная. Она почти не сохраняется в зрелом семени. У *Kaliphora* экзотеста и наружные слои мезотесты отслаиваются, а у *Grevea* (по описанию J. Krach, 1976) набухающие в воде промежуточные слои тесты вместе с экзотестой сбрасываются, оставляя только окрашенную эндотесту.

От монотипного сем. *Corokiaceae*, с которым, как было сказано выше, *Kaliphoraceae* сближает наличие костянковидного плода (у *Corokia* плод — мясистая 1—2- или 3—5-гнездная костянка, развивающаяся из нижней завязи с 1 семязачатком в каждом гнезде), *Kaliphoraceae* отличается формой семени. У *Corokia* семя — веретеновидное с выростом на халазальном конце. Кроме того, семенная кожура у *Corokia* хотя и тонкая, но экзотестальная, а клетки экзотесты с утолщенными, хотя и незначительно, наружными стенками. Различаются эти семейства также характером запасающих веществ эндосперма и степенью утолщений его стенок. У *Corokia* клетки эндосперма тонкостенные, в них содержатся кроме общих с *Kaliphora* белков еще и масла, но отсутствует резервная целлюлоза, характерная для *Kaliphora* (Лобова, 1997). Кроме того, от корокиевых *Kaliphora* отличается однополыми цветками, строением трихомов, простой перфорацией сосудов.

По типу костянковидного плода калифора относительно наиболее близка к *Melanophyllaceae* и *Corokiaceae*, а по строению семени — к *Montiniaceae*, в частности к мадагаскарскому роду *Grevea*, строение семени которого из-за отсутствия материала нам пока, к сожалению, не удалось исследовать.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-50813).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лобова Т. А. Морфология и анатомия семян родов *Argohyllum* и *Corokia* (*Argophyllaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 68—77.

Немирович-Данченко Е. Н., Лобова Т. А. Строение семенной кожуры некоторых представителей порядка *Hydrangeales* // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 1—9.

Прозина М. П. Ботаническая номенклатура. М., 1960. 206 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Трифонова В. И. Анатомия плода и семени рода *Melanophylla* (*Melanophyllaceae*) в связи с его таксономическим положением // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 4. С. 97—103.

Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М., 1979. 154 с.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants, systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. P. 345—355.

Barthlott W., Ehler V. Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermis Oberflachen von Spermatophyten // Trop. Subtrop. Pflanzenwelt. 1977. Bd 19. S. 1—110.

Capuron R. Contribution à l'étude de la flore forestière de Madagascar. Sur la place du genre *Kaliphore* Hook. f. // Adansonia. 1969a. Ser. 2. Vol. 9. N 3. P. 395—397.

Capuron R. Observation sur le *Grevea madagascariensis* Baillon // Adansonia. 1969b. Ser. 2. Vol. 9. № 4. P. 511—514.

Dahlgren R. M. T. A revised system of classification of angiosperms // Bot. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 80. P. 91—124.

Eyde R. H. Comprehending *Cornus*: puzzles and progress in the systematics of the dogwoods // Bot. Rev. 1988. Vol. 54. N 3. P. 233—351.

Hooker J. H. Kaliphora // Icones plantarum. London. 1871. Pl. 1023.

Krach J. E. Samenanatomie der Rosifloren. I. Samen der *Saxifragaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1976. Bd 97. H. 1. S. 1—60.

Keraudren M. Cornaceae // Humbert H. Flore de Madagascar et des Comores. Paris, 1958. P. 1—16.

Milne-Redheard E. Montiniaceae // Hooker W. Icones plantarum. London, 1955. Vol. 6. Pt 2. Tabl. 3541—3544.

Takhtajan A. Six new families of flowering plants // J. Bot. (St. Petersburg). 1994. Vol. 79. N 1. P. 96—97.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Thorne R. F. Classification and geography of the flowering plants // Bot. Rev. 1992. Vol. 58. P. 225—348.

Verdcourt B. Montiniaceae // Flora of tropical East Africa Rotterdam, 1973. P. 1—6.

Wangerin W. Cornaceae // Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1910. H. 41. Ser. 4. S. 99—101.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: trifonova@herb.bin.ras.spb.ru

Получено 2 XII 1998

SUMMARY

The fruit and seed anatomy in *Kaliphora madagascariensis* of the monotypic family *Kaliphoraceae* has been studied for the first time. The fruit and seed of this plant have a peculiar outward appearance and inner structure. The main differences from the other members of the *Hydrangeales* are the presence of the didamous drupe, the campylotropous seed with its micropyle turned down, the embryo with the inferior, brevis, oblique radicle, the membranaceous testa partly fallen off in the ripe seed, the destroyed endotesta, etc.

УДК 581.3 : 582.949.1

© О. П. Камелина, Н. О. Босманова

РАЗВИТИЕ МУЖСКИХ И ЖЕНСКИХ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ СТРУКТУР В РОДЕ *STACHYS* (*LAMIACEAE*)

O. P. KAMELINA, N. O. BOSMANOVA. DEVELOPMENT OF MALE AND FEMALE EMBRYONIC STRUCTURES IN *STACHYS* (*LAMIACEAE*)

Сравнительно-эмбриологический анализ признаков видов рода *Stachys* показал, что многолетние травы *S. palustris*, *S. sylvatica* и *S. aspera* и полукустарник *S. trinervis* различаются не только количественными признаками при идентичности протекания процессов развития эмбриональных структур, но и такими качественными признаками, как строение нуцеллуса и тип археспория. Многоклеточный археспорий у *S. trinervis* — уникальное явление не только в роде, но и в семействе, признак, подтверждающий относительную древность и обособленность этого вида в системе рода.

Ключевые слова: нуцеллус, археспорий, эмбриологические признаки, *Stachys*.

Род *Stachys* L. принадлежит к сем. *Lamiaceae*, которое представляет собой весьма обширную естественную группу цветковых растений, включающую в себя 200 родов и свыше 3500 видов (Тахтаджян, 1987). Эмбриологически семейство исследовано далеко не полностью. Несмотря на довольно обширную литературу, сведения по эмбриологии имеются лишь для представителей примерно 55 родов, о чем свидетельствуют существующие обзорные работы (Wunderlich, 1967; Дзевалтовский, 1976) и составленная эмбриологическая характеристика этого семейства (Поддубная-Арнольди, 1982; Камелина, Дзевалтовский, 1987; Johri et al., 1992). Так как основные эбриологические признаки на достаточно большом наборе видов определены, то уже сейчас можно проводить сравнительный анализ при исследовании новых таксонов этого семейства. Род *Stachys* до недавнего времени был изучен фрагментарно. Известны были тип развития эндосперма, причем K. Schnarf (1917) выделил особую вариацию (Stachys-тип), и тип пыльцевого зерна (2-клеточное — Wunderlich, 1967).

Во время работы над составлением эмбриологической характеристики сем. *Lamiaceae* для «Сравнительной эмбриологии цветковых растений» (1987) одному из авторов, О. П. Камелиной, удалось исследовать собранный в Бадхызском заповеднике материал по *Stachys trinervis*. По эмбриологическим признакам *S. trinervis* четко вписывается в спектр признаков семейства, однако некоторые признаки (и в первую очередь наличие многоклеточного археспория в тенуинуцеллятном семязачатке) отличают этот вид от остальных исследованных видов губоцветных (Камелина, 1991). Поэтому было крайне интересно выяснить, присущи ли эти признаки и другим представителям рода *Stachys*, в связи с чем были исследованы еще 3 вида, отличающиеся по жизненной форме и условиям произрастания. Результаты исследования мужских эмбриональных структур кратко приводятся в материалах симпозиума (Kamelina, Bosmanova, 1997) и более подробно с иллюстрациями для всех 4 видов, как и по женским эмбриональным структурам, в настоящей статье. Подробное исследование процессов развития пыльника и семязачатка у этих видов позволило провести сравнительно-эмбриологический анализ признаков как для рода в целом, так и на видовом уровне.

Материал и методика

Stachys trinervis Aitch. et Hemsl. — высокоодревесневающий полукустарник, ксерофит, растущий в резкоаридных условиях на засоленных и богатых гипсом почвах в Бадхызе (Туркмения). Растения до 80 см выс., с мелкими серовато-опушенными с сильным запахом листьями и небольшими сиренево-беловатыми зигоморфными цветками, собранными в небольшие колосовидные соцветия. Материал собран в заповеднике Бадхыз в условиях естественного произрастания вида.

S. palustris, *S. sylvatica*, *S. aspera* — многолетние травянистые растения с ползучим корневищем.

S. palustris L. — 60—100 см выс., с простым, густо опушённым стеблем, продолговато-ланцетовидными зубчатыми опушенными почти без запаха листьями, с пурпурными или лиловыми некрупными цветками в верхушечном колосовидном соцветии, нижняя губа венчика с темным рисунком на светлом фоне длиннее верхней, тычиночные нити опушенные, орешки голые. Растение приурочено к влажным местообитаниям: заболоченным берегам рек, озер и пойменным лугам, низинным травянистым болотам, влажным пашням, залежам и кустарникам. Материал собран в Ленинградской обл.

S. aspera Michx. — до 70 см выс., с прямым стеблем, широколанцетными почти без запаха листьями, с обеих сторон, как и стебель, покрытыми щетинковидными длинными волосками с небольшими розовыми цветками, верхняя губа венчика короче нижней, сверху опушенная. Орешки голые, округлые, черно-бурые. Растет в прибрежных зарослях рек и водоемов. Собран в Монголии (Хэнтей).

S. sylvatica L. — до 120 см выс., с прямым, наверху ветвящимся стеблем, с крупными яйцевидно-сердцевидными с резким запахом листьями, из-за разницы в опушении они разного цвета: сверху — светло-зеленые, снизу — серовато-зеленые; соцветия длинные из 6—8 довольно крупных цветков с красноватым венчиком, трубка венчика опушенная, верхняя губа короче нижней, на которой выделяются белые волнистые линии; тычиночные нити до половины опушены, выдаются из венчика; орешки темно-бурые, голые, широкояйцевидные, на верхушке притупленные. Растение широколиственных, смешанных, иногда еловых лесов. Собран в Ленинградской обл.

Бутоны разной величины, цветки и завязи фиксировали в смеси FAA (70 %-ный этанол, формалин, ледяная уксусная кислота в пропорции 100 : 7 : 7). Материал обрабатывали по общепринятой методике. Толщина микротомных срезов составляла 8—12 мкм. Постоянные препараты окрашивали тройной окраской (по: Камелина и др., 1992). Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4 на микроскопе «Ergaval».

Результаты исследования

Пыльник, пыльцевое зерно. Развитие мужских эмбриональных структур у всех исследованных видов *Stachys* протекает идентично, но с некоторыми особенностями, присущими каждому виду, поэтому ниже приводится обобщенная характеристика с конкретными указаниями различий на видовом уровне.

Пыльник 4-гнездный, 2-тековый, гнезда объединены попарно связником, в центре которого проходит проводящий пучок (рис. 1—4). У *S. trinervis* связник относительно более крупный, чем у других видов. Перегородка между гнездами довольно массивная. Характерной особенностью является формирование стерильных выростов перегородки — плацентоидов — внутрь каждого гнезда, что наблюдается в премейотический период развития пыльника. Наиболее крупные плацентоиды отмечены у *S. sylvatica* (рис. 2, *1*, *3*) и *S. aspera* (рис. 4, *1*, *2*). Так, если у *S. palustris* и *S. trinervis* плацентоиды в сформированном пыльнике на центральном срезе представлены 3—5 клетками у основания и 5—7 клетками в высоту (рис. 1, *1*, *3*, *9*; 3, *1*, *4*), то у

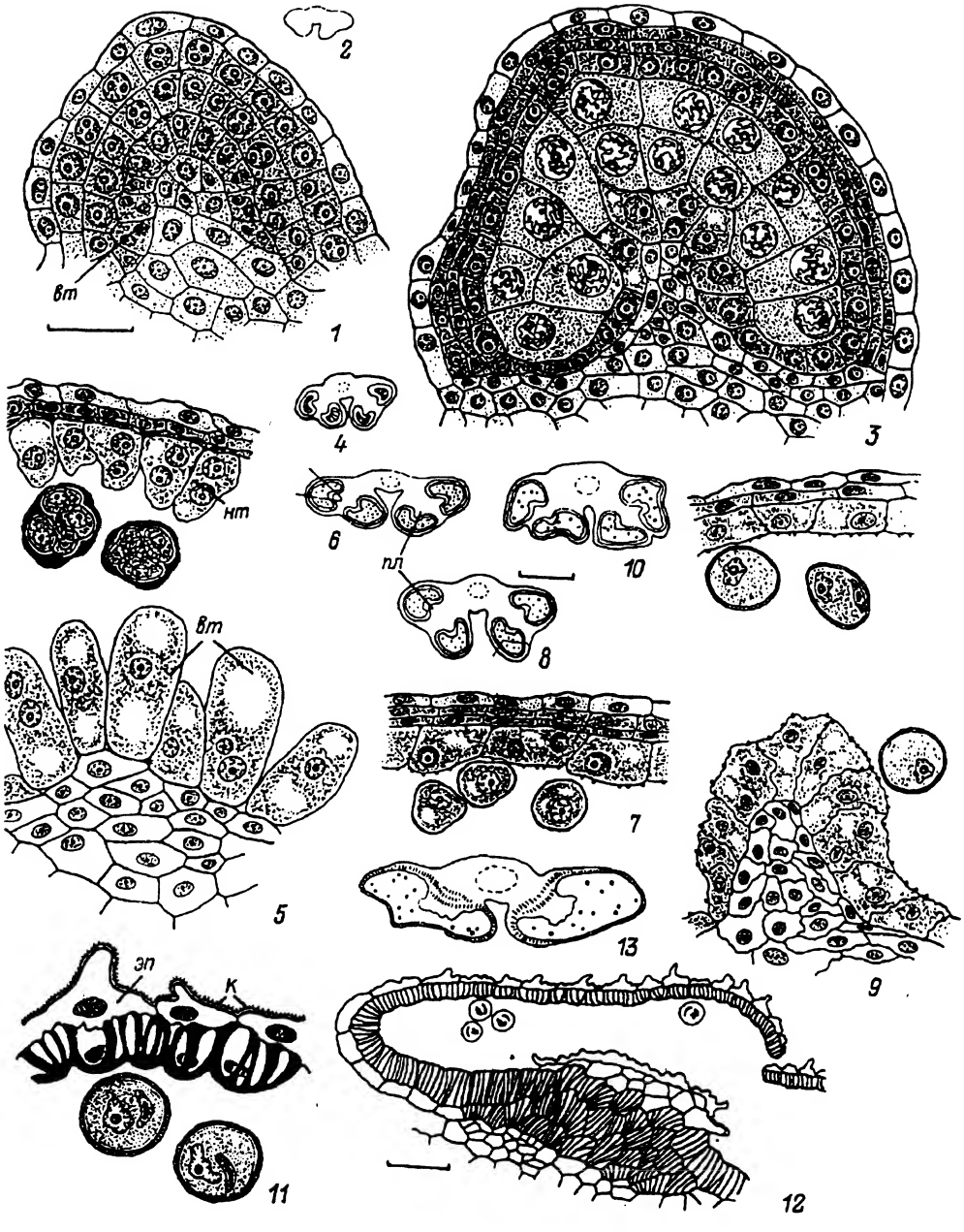


Рис. 1. Развитие пыльника *Stachys palustris*.

1 — гнездо пыльника (*2*) на стадии формирования стенки и спорогенной ткани; внутренний тапетум уже организован; *2, 4, 6, 8, 10, 13* — динамика роста пыльника (схемы поперечных срезов); *3* — гнездо пыльника (*4*) со сформированной стенкой и микроспороцитами; *5* — фрагмент пыльника (*6*) на стадии тетрад микроспор, наглядна гетероморфность тапетума; *7* — фрагмент пыльника (*8*) на стадии микроспор; *9* — фрагмент пыльника (*10*) на стадии первого митоза в микроспорах; *11* — фрагмент стенки гнезда (*12*) зрелого пыльника (*13*) с 2-клеточными пыльцевыми зернами. *вт* — внутренняя часть тапетума, *к* — кутикула, *нт* — наружная часть тапетума, *пл* — плацентоид, *эп* — эпидерма. Масштабная линейка: *1, 3, 5, 7, 9, 11* — 0.02 мм; *2, 4, 6, 8, 10, 13* — 0.2 мм; *12* — 0.05 мм.

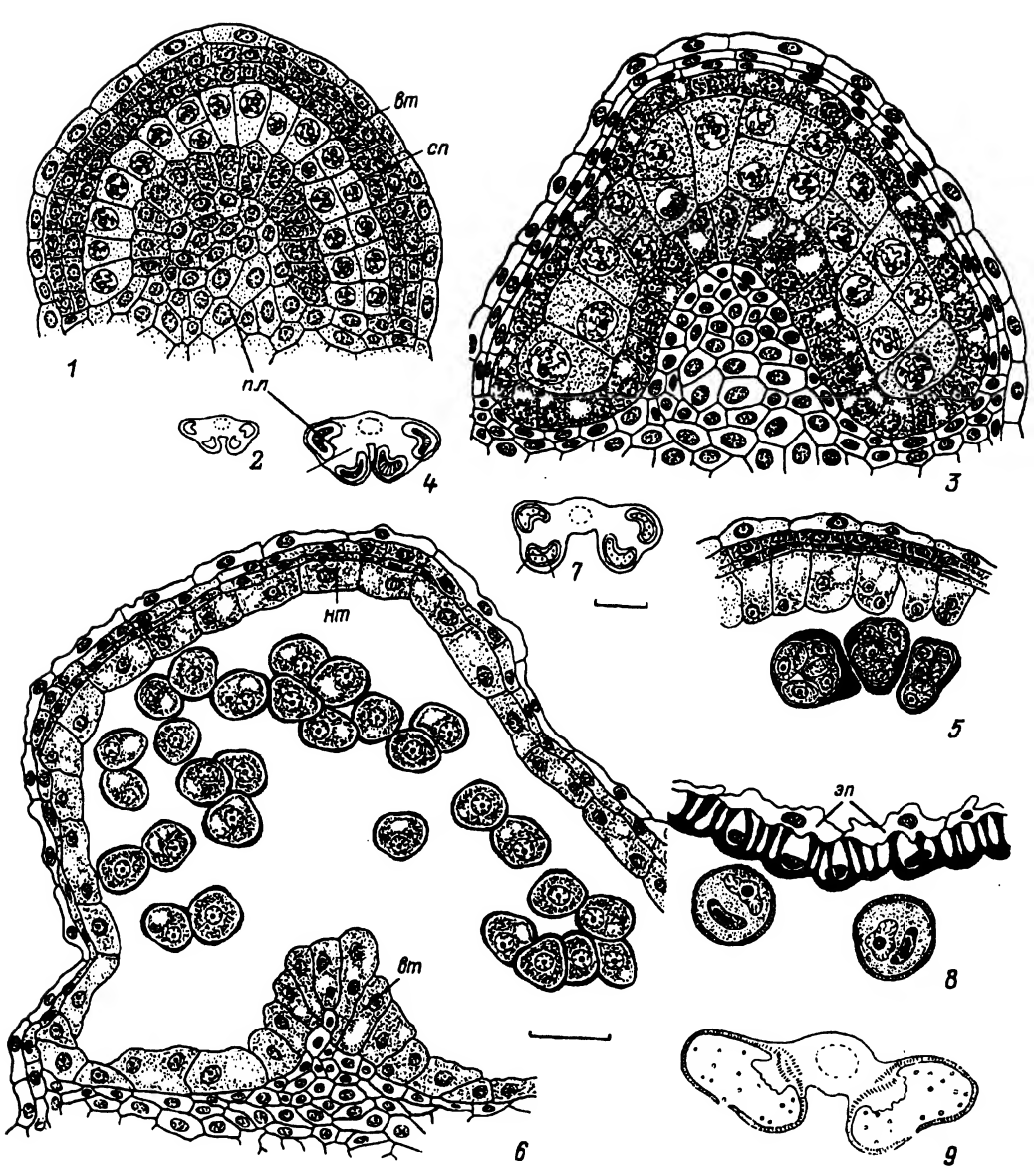


Рис. 2. Развитие пыльника у *Stachys sylvatica*.

1 — гнездо пыльника (*2*) на стадии формирования стенки; *2, 4, 7, 9* — схемы поперечных срезов пыльника на разных стадиях; *3* — гнездо пыльника (*4*) со сформированной стенкой, микроспороцитами и массивным плацентоидом; *5* — фрагмент пыльника на стадии тетрад микроспор; *6* — гнездо пыльника (*7*) на стадии микроспор; *8* — фрагмент стенки зрелого пыльника (*9*) с 2-клеточными пыльцевыми зернами. *1—9* — поперечные срезы. *сп* — спорогенная ткань. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1, 3, 5, 6, 8* — 0.02 мм; *2, 4, 7, 9* — 0.2 мм.

S. sylvatica и *S. aspera* — соответственно 8 и 8—9 клетками. Плацентоиды, как и бóльшая часть перегородки, разрушаются перед вскрытием пыльника. Вскрываются пыльники продольной щелью, интрорзно, стенки при этом не разворачиваются (рис. 1, *12*, *13*; 2, *9*; 3, *9*; 4, *5*).

Стенка гнезда пыльника (стенка микроспорангия) формируется в премейотический период развития пыльника по типу двудольных, центробежно. Археспориальные клетки, расположенные тяжем под эпидермой, делятся периклинально; обра-

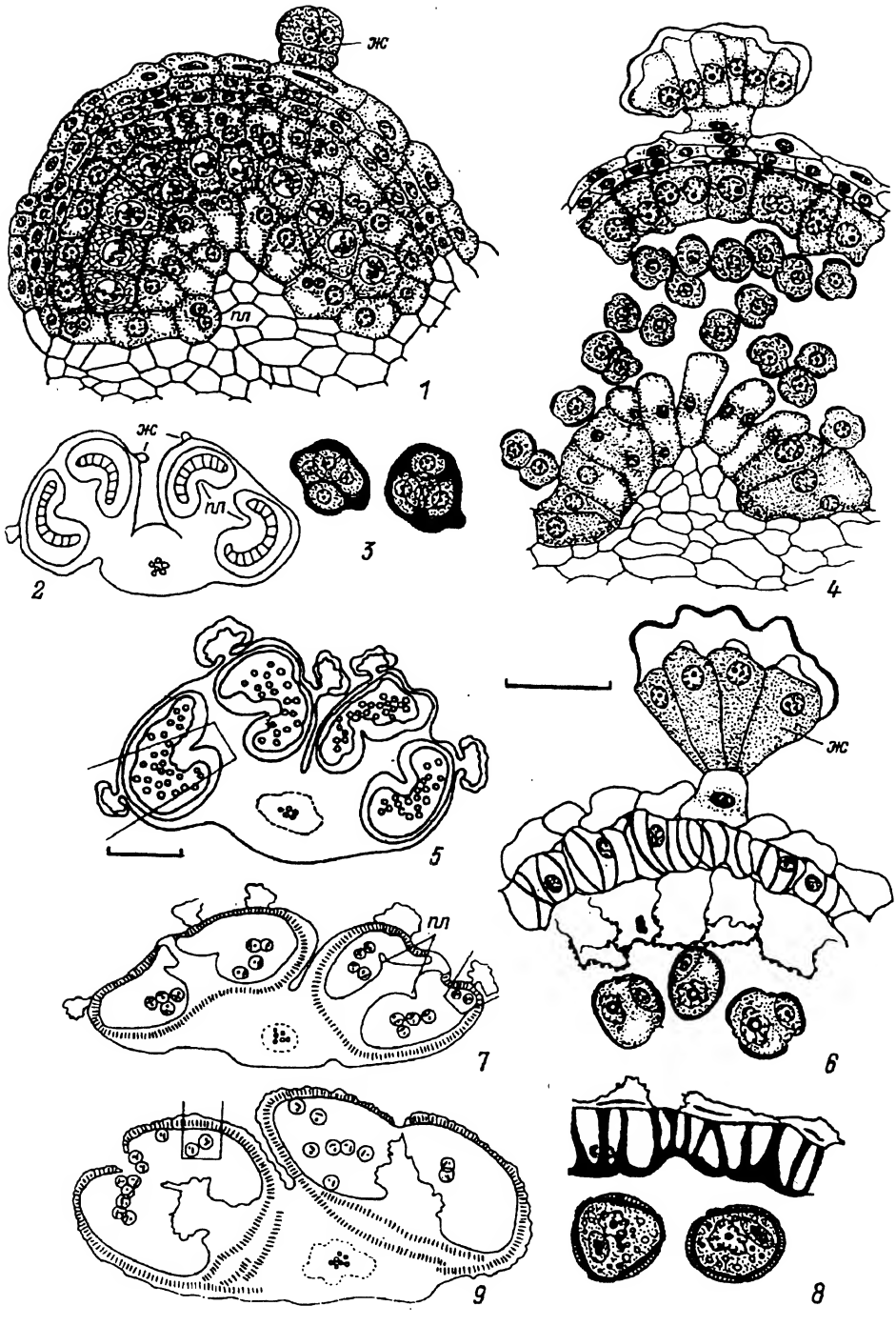


Рис. 3. Развитие пыльника у *Stachys trinervis*.

1 — гнездо пыльника (*2*) со сформированной стенкой и микроспороцитами; *2, 5, 7, 9* — схемы поперечных срезов пыльника на разных стадиях; *3* — тетрады микроспор; *4* — фрагмент гнезда пыльника (*5*) с микроспорами, тапетум морфологически разнородный, на эпидерме — железка; *6* — фрагмент пыльника (*7*) на стадии образования генеративной клетки в пыльцевых зернах; *8* — то же на стадии зрелого пыльника (*9*) с 2-клеточными пыльцевыми зернами. *1*—*9* — поперечные срезы. *ж* — железка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2. Масштабная линейка: *1, 3, 4, 6, 8* — 0.02 мм; *2, 5, 7, 9* — 0.2 мм.

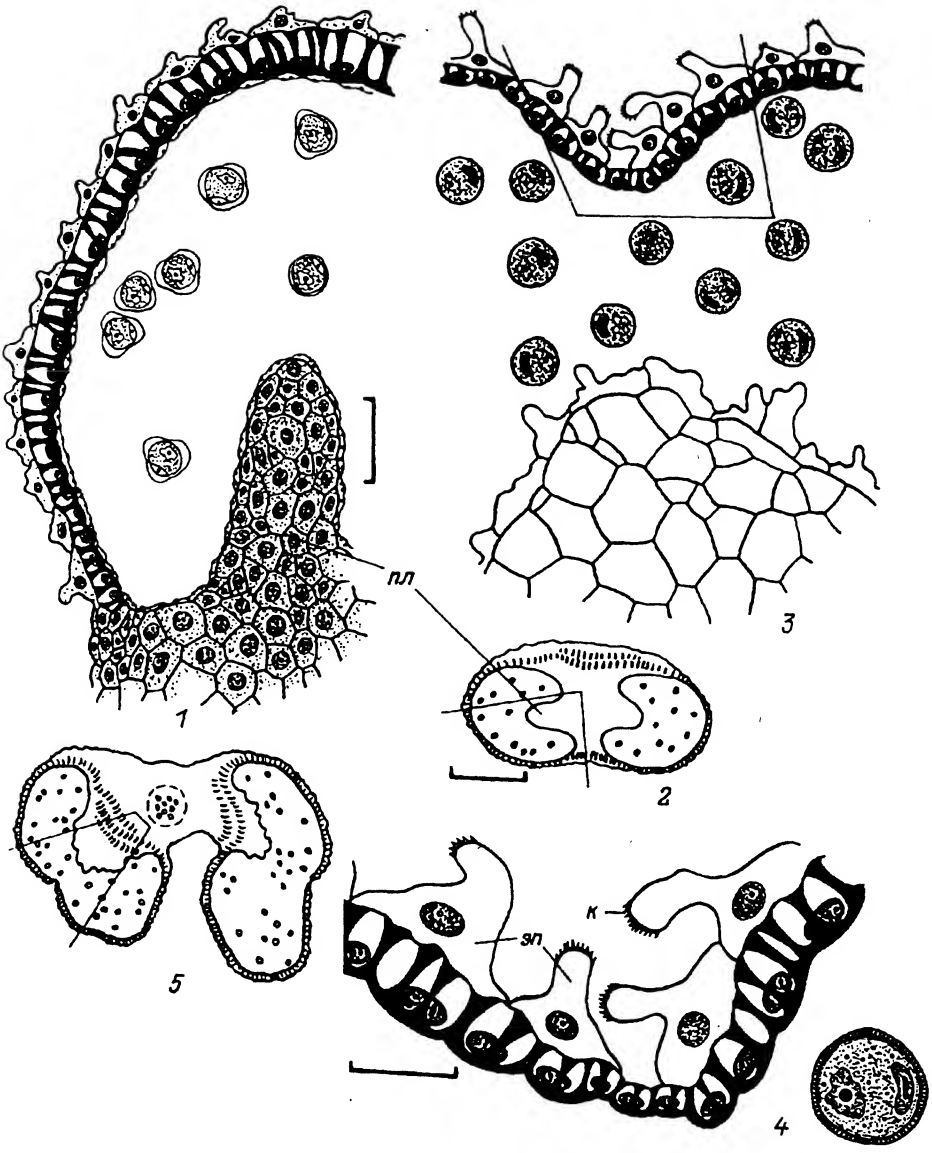


Рис. 4. Пыльник *Stachys aspera*.

1 — фрагмент гнезда пыльника и схема его теки (*2*) на стадии образовавшейся генеративной клетки в пыльцевом зерне, присутствует массивный плацентоид; *3, 4* — фрагменты зрелого пыльника (*5*) с 2-клеточными пыльцевыми зернами. *1—5* — поперечные срезы. Обозначения те же, что и на рис. 1—2. Масштабная линейка: *1, 3* — 0.05 мм; *2, 5* — 0.2 мм; *4* — 0.02 мм.

зуются первичный париетальный и спорогенный слои, в клетках которых проходят сначала антиклинальные деления, увеличивающие число клеток в слоях. К этому моменту дифференцируется слой внутреннего тапетума со стороны плацентоида, а развитие последнего обусловливает подковообразную форму гнезда пыльника (рис. 1, *1*). Клетки первичного париентального слоя делятся периклинально, в результате чего образуются тапетум (наружная его часть) и вторичный париетальный слой (рис. 2, *1*). Последний делится периклинально, образуя средний слой и эндотеций, чем и завершается формирование стенки гнезда пыльника (рис. 1, *3*; 2, *3*; 3, *1*).

Таким образом, сформированная стенка гнезда пыльника состоит из 4 слоев — эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума, дифференциация и специализация которых происходят в мейотический и постмейотический периоды развития пыльника.

Эпидерма окружает весь пыльник. Клетки ее делятся только в антиклинальном направлении. На ранних стадиях в премейотический и мейотический периоды развития пыльника клетки эпидермы в стенках гнезда тонкостенные, а цитоплазма менее плотная, чем в других слоях стенки (рис. 1, *1*, *3*; 2, *1*, *3*; 3, *1*). У *S. trinervis* на эпидерме каждого гнезда в этот период формируется по одной трихоме — многоклеточной железке (рис. 3, *1*, *2*), которые в постмейотический период значительно разрастаются; их поверхность покрыта кутикулой, под которой накапливается секрет (рис. 3, *4*—*7*). Перед созреванием пыльника железки разрушаются и в зрелом пыльнике не представлены (рис. 3, *9*). У остальных исследованных видов такого явления не наблюдается. Клетки эпидермы в постмейотический период растягиваются (рис. 1, *5*, *7*, *9*; 2, *5*, *6*; 3, *4*) и заметно увеличиваются в размерах в процессе созревания пыльника (рис. 3, *6*; 4, *1*). В зрелом пыльнике эпидерма сохраняется. У *S. aspera* клетки эпидермы крупные, с верхушкой, оттянутой в папиллу, покрыты кутикулой, которая утолщена и образует щетинкоподобные выросты только на верхушках папилл (рис. 4, *3*, *4*). Эпидерма связника — без папилл (рис. 4, *5*). У *S. palustris* клетки эпидермы также папиллообразные, но не на всем протяжении стенки (рис. 1, *12*) и не так значительно вытянуты. Вся поверхность эпидермы покрыта кутикулой, на профиле щетинистой (рис. 1, *11*). Слегка сжатые, с волнистой поверхностью и тонкой кутикулой клетки эпидермы — у *S. sylvatica* и *S. trinervis* (рис. 2, *8*; 4, *8*).

Эндотеций является производным вторичного париетального слоя. На ранних стадиях развития клетки его с тонкими оболочками, некрупные, слегка вытянутые, практически не отличаются от клеток среднего слоя (рис. 1, *3*, *5*; 2, *3*, *5*; 3, *1*). С дегенерацией среднего слоя к моменту деления ядра в микроспоре клетки эндотеция увеличиваются, а со стадии 2-клеточного пыльцевого зерна в них появляются фиброзные утолщения оболочек в виде спиралей, ориентированных перпендикулярно эпидермальному слою (рис. 3, *6*). По мере созревания пыльника фиброзные пояски становятся более массивными, утолщаясь и на антиклинальных стенках клеток эндотеция, и особенно на внутренних, тангентальных (рис. 1, *11*; 2, *8*; 3, *8*; 4, *1*, *3*, *4*). По типу эндотеция дифференцируются и несколько слоев связника, прилегающих к гнездам пыльника, в клетках которых также образуются фиброзные утолщения. Таких слоев у *S. trinervis* 3—4, у остальных видов 2—3. Фиброзные утолщения у всех видов однотипны. В зрелом пыльнике эндотеций сохраняется и каждая тека по периметру окружена фиброзной тканью (рис. 1, *12*, *13*; 2, *9*; 3, *9*; 4, *5*).

Средний слой — производный вторичного париетального слоя, довольно эфемерный. Дегенерация его клеток начинается в мейотический период развития пыльника. Клетки сплющиваются, ядра становятся пикнотическими (рис. 1, *5*; 2, *5*). И если в начале постмейотического периода на стадии одноядерной микроспоры средний слой еще присутствует (рис. 1, *7*; 2, *6*; 3, *4*), то перед митозом в микроспоре и на более поздних стадиях он уже не наблюдается (рис. 1, *9*, *11*; 2, *8*; 3, *6*, *8*; 4, *1*, *3*, *4*).

Тапетум гетерогенный: в стенке гнезда пыльника он является производным первичного париетального слоя (наружная часть тапетума), со стороны связника — возникает из активной меристемы (внутренняя часть тапетума). Последняя дифференцируется со стороны плацентоида еще до образования слоя в стенке (рис. 1, *1*), чем и объясняется морфологическая неоднородность тапетума на всех стадиях развития. Клетки внутренней части тапетума, расположенные на плацентоиде, более крупные, в них раньше проходят митозы и вакуолизация (рис. 1, *3*; 2, *1*, *3*; 3, *1*), а со стадии тетрад микроспор они становятся папилловидными (рис. 1, *5*; 2, *5*; 3, *4*). Митоз в тапетуме не сопровождается цитокинезом и проходит не во всех клетках, поэтому наблюдаются одно- и двуядерные (в единичных случаях 4- ядерные) клетки. Со стадии вакуолизированной микроспоры на поверхности тапетальных клеток

различимы орбикулы (рис. 1, *7*, *9*). Тапетум постепенно лизирует, и на стадии 2-клеточных пыльцевых зерен с генеративной клеткой у стенки сохраняется лишь тапетальная пленка с орбикулами (рис. 3, *6*; 4, *1*). В зрелом пыльнике тапетум не сохраняется (рис. 1, *11*; 2, *8*; 3, *8*; 4, *3*, *4*).

Таким образом, тапетум у видов *Stachys* клеточный секреторный, без реорганизации, гетероморфный, с орбикулами.

В зрелом пыльнике у всех видов стенка представлена эпидермой и фиброзным эндотецием.

Спорогенная ткань формируется из производных археспория. Одновременно с периклинальным делением в первичном париетальном слое в спорогенном слое в большинстве клеток также проходят периклинальные деления и спорогенная ткань становится двуслойной, что характерно для *S. palustris* и *S. sylvatica* (рис. 1, *3*; 2, *1*, *3*), у *S. trinervis* спорогенная ткань однослойная (рис. 3, *1*). В связи с наличием в каждом гнезде пыльника плацентоида спорогенная ткань дуговидно изогнута. Митозы в клетках спорогенной ткани завершаются до деления вторичного париетального слоя. Клетки увеличиваются в размерах и вступают в профазу мейоза. Цитоплазма в них светлая и гомогенная, ядра крупные (рис. 1, *3*; 2, *1*, *3*; 3, *1*).

Микроспорогенез проходит без нарушений. Мейоз в микроспороцитах сопровождается цитокинезом, тетрады микроспор тетраэдрические, формируются симультанно, окружены плотной каллозной оболочкой, имеющей гребневидные выросты (рис. 1, *5*; 2, *6*; 3, *3*). После разобщения из тетрад микроспоры некрупные, с гомогенной цитоплазмой и ядром в центре клетки (рис. 3, *4*). В дальнейшем в увеличенных микроспорах появляются вакуоли, ядро смещается к оболочке (рис. 1, *7*; 2, *5*). В результате неравного митоза возникают небольшая генеративная и более крупная вегетативная клетки (рис. 3, *6*).

Пыльцевое зерно развивается без нарушений. Генеративная клетка, вначале линзовидная, расположенная у стенки, перемещается внутрь вегетативной клетки, в которой исчезают вакуоли, цитоплазма заполняется запасными питательными веществами, а ядро становится лопастным. Зрелое пыльцевое зерно у всех исследованных видов 2-клеточное. Генеративная клетка овальная, с хорошо выраженной гомогенной цитоплазмой и ядром, содержащим конденсированный хроматин, располагается вблизи ядра вегетативной клетки (рис. 1, *11*; 2, *8*; 3, *8*; 4, *4*).

Семязачаток, зародышевый мешок. У всех исследованных видов в завязи развивается по 4 семязачатка.

Семязачаток с одним довольно массивным интегументом, закладка которого происходит на стадии археспория, причем в его формировании принимают участие производные и эпидермы, и субэпидермы примордия (рис. 5, *1*, *2*; 6, *1*). Рост интегумента происходит довольно интенсивно (рис. 5, *2*, *3*; 6, *3*, *4*). В течение развития мегаспороцита края интегумента смыкаются, в результате чего образуется прямое микропиле (рис. 5, *2—5*). Во время мегаспорогенеза наблюдается активный рост интегумента, в основном его микропилярной части, и к стадии тетрады мегаспор микропиле становится узким и длинным (рис. 5, *8*; 6, *7*). К этой же стадии завершается поворот семязачатка в анатропное положение.

С двуядерной стадии развития зародышевого мешка внутренняя эпидерма интегумента, примыкающая к зародышевому мешку после разрушения нуцеллуса, дифференцируется в интегументальный тапетум, число клеток которого (на продольном срезе семязачатка) различно. Так, у *S. palustris* их по 23, у *S. aspera* — 17, *S. sylvatica* — 10—17, *S. trinervis* — 9—12 клеток (5, *10*, *11*; 6, *8*, *9*; 7, *3*, *4*; 8, *1*, *2*). В семязачатке со зрелым зародышевым мешком интегументальный тапетум окружает только халазальную часть зародышевого мешка, что характерно для всех перечисленных выше видов. Верхняя граница его отмечена на уровне полярных ядер — ядра центральной клетки, нижняя отмечена на уровне конца центральной клетки — антипод (рис. 7, *4*; 8, *1—4*). Со стадии двуядерного зародышевого мешка в клетках интегумента накапливаются зерна крахмала, максимальное количество которых отмечено на стадии зрелого зародышевого мешка (рис. 6, *8*; 8, *1*). В клетках

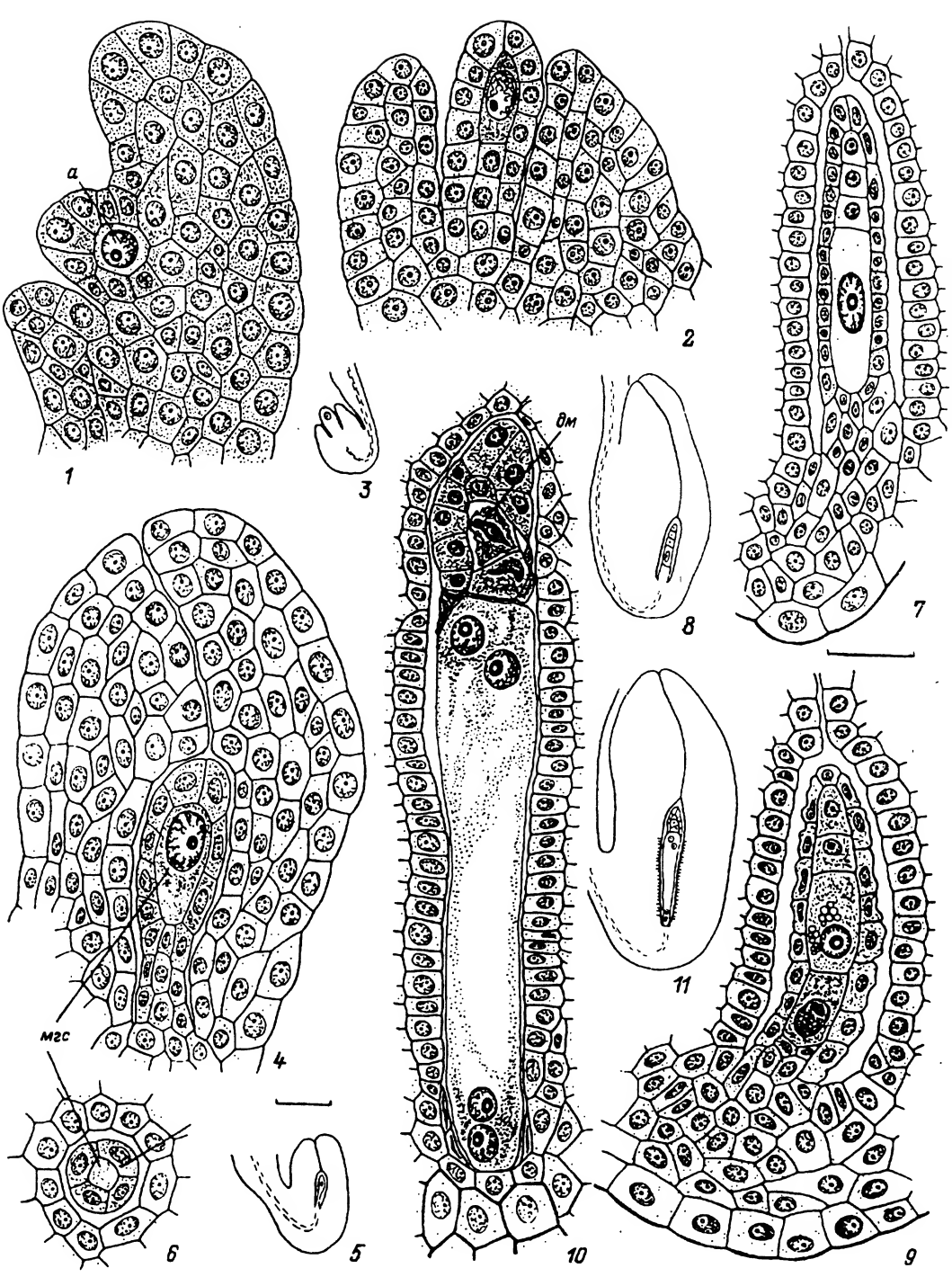


Рис. 5. Развитие семязачатка и мегаспорогенез у *Stachys palustris*.

1 — примордий семязачатка на стадии археспория и закладки интегумента; *2, 4, 6* — фрагменты и схемы (*3, 5*) семязачатка с мегаспороцитом, рост интегумента, формирование микропиле; *7—9* — то же на стадии тетрады мегаспор; *10* — фрагмент семязачатка (*11*) с 4-ядерным зародышевым мешком, над которым видны дегенерирующие мегаспоры и клетки эпидермы нуцеллуса. *1—5, 7—11* — продольные срезы; *6* — поперечный срез. *а* — археспорий, *дм* — дегенерирующие мегаспоры, *мгс* — мегаспороцит. Масштабная линейка: *1, 2, 4, 6, 7, 9, 10* — 0.02 мм; *3, 5, 8, 11* — 0.2 мм.

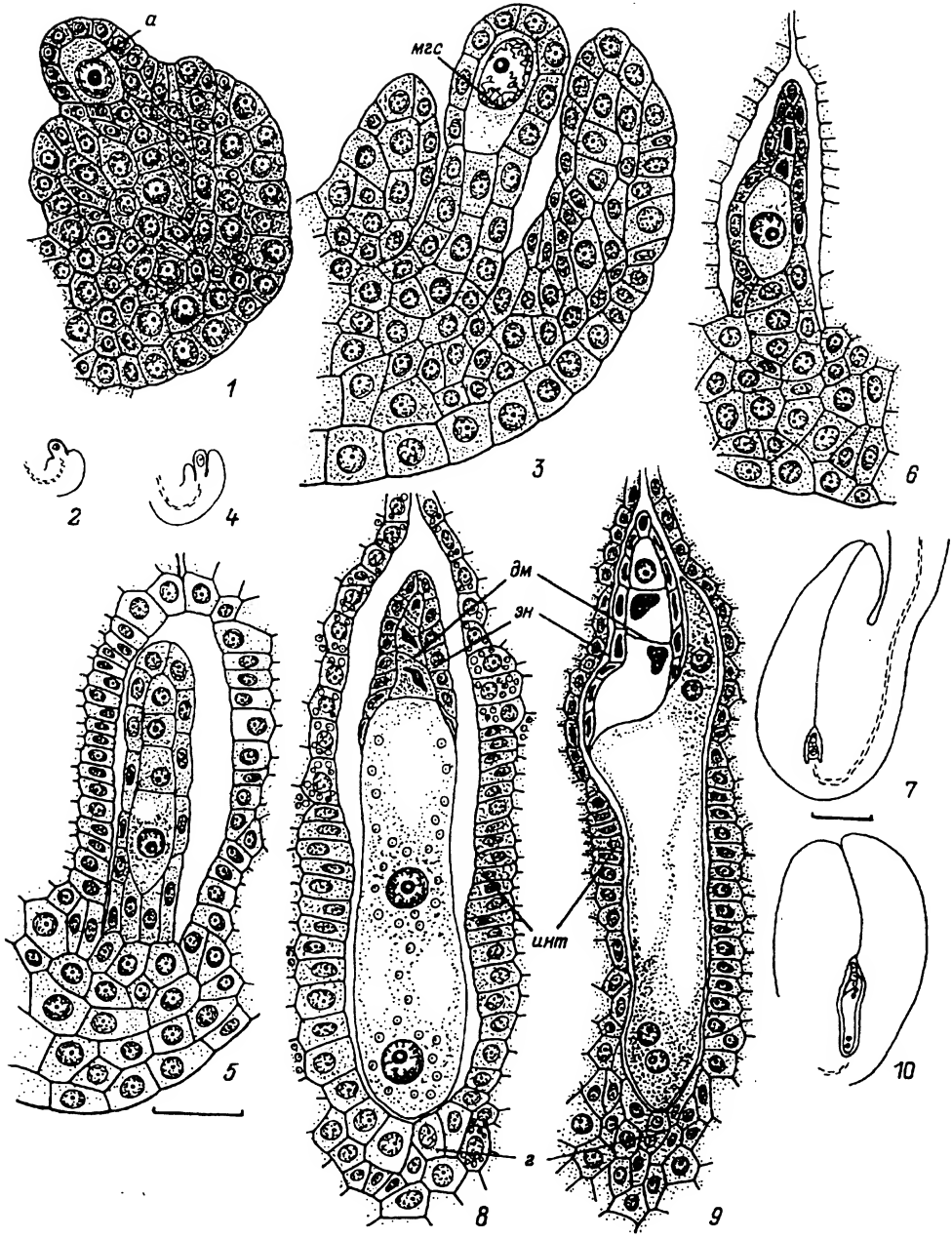


Рис. 6. Развитие семязачатка и мегаспорогенез у *Stachys sylvatica*.

1 — примордий семязачатка (*2*) с археспорием; *2, 4, 7, 10* — схемы семязачатка на разных стадиях; фрагменты семязачатка: *3* — на стадии мегаспороцита (*4*); *5, 6* — на стадии тетрады мегаспор (*7*); *8* — на стадии 2-ядерного зародышевого мешка; *9* — на стадии 4-ядерного зародышевого мешка (*10*). *1—10* — продольные срезы. *г* — гипостаза, *инт* — интегументальный тапетум. Остальные обозначения те же, что и на рис. 5. Масштабная линейка: *1, 3, 5, 6, 8, 9* — 0.02 мм; *2, 4, 7, 10* — 0.2 мм.

интегументального тапетума крахмал не наблюдается. С ростом зародышевого мешка часть слоев интегумента, прилегающих к микропилярному концу зародышевого мешка, разрушается. В семязачатках со зрелым зародышевым мешком интегумент состоит у *S. trinervis* из 6—8 слоев клеток, у *S. aspera* — из 7—8, у *S. palustris* — из 8—9, у *S. sylvatica* — из 10—12.

Проводящая система представлена пучком, который дифференцируется на ранних стадиях развития семязачатка (рис. 5, *3*, *5*, *8*; 6, *2*, *4*, *7*). Он состоит из 3 слоев тонкостенных, удлиненных прокамбиальных клеток и следует из плаценты по фуникулусу к халазе, заканчиваясь у клеток гипостазы под зародышевым мешком (рис. 5, *11*; 8, *2*, *4*). Халаза нормальная. Гипостаза представлена 2 продольными рядами клеток с утолщенными оболочками, расположенными под зародышевым мешком (рис. 5, *10*; 6, *8*, *9*; 8, *1*), число клеток гипостазы у видов варьирует от 4 (*S. aspera*)—6 (*S. palustris*) до 8 (*S. trinervis*) клеток.

Нуцеллус развит слабо. У *S. palustris*, *S. sylvatica* и *S. aspera* он представлен эпидермой, окружающей мегаспороцит, и вертикальным рядом из 2 (*S. sylvatica*) или из 3 (*S. palustris*, *S. aspera*) клеток базальной области нуцеллуса (рис. 5, *2*, *4*; 6, *3*, *5*, *6*), которые во время мегаспорогенеза и на ранних стадиях развития зародышевого мешка разрушаются. Число клеток эпидермы на стадии археспория—тетрады мегаспор также различно: у *S. sylvatica* их 12—14, у *S. palustris* — 14—18(26), у *S. aspera* — 18—20. Эпидерма нуцеллуса, примыкающая к халазальной мегаспоре, на стадии двуядерного зародышевого мешка разрушается, а микропилярная ее часть, окружающая дегенерирующие мегаспоры, сохраняется продолжительное время (рис. 5, *10*; 6, *8*, *9*). Причем у *S. palustris* микропилярные клетки эпидермы нуцеллуса заметно увеличиваются, их оболочки утолщаются, а цитоплазма становится плотной (рис. 5, *4*, *10*). У *S. sylvatica* и *S. aspera* такого не наблюдается и на 4-ядерной стадии развития зародышевого мешка клетки эпидермы нуцеллуса начинают дегенерировать (рис. 6, *8*, *9*). На более поздних стадиях развития зародышевого мешка эпидерма нуцеллуса разрушается полностью у всех видов.

У *S. trinervis* нуцеллус чуть более многослоен, чем у предыдущих видов. Эпидерма нуцеллуса на стадии археспория состоит из 8—10 клеток, латеральная область представлена одним неполным слоем, а базальная область — двумя двуслойными рядами (рис. 7, *1*). В процессе мегаспорогенеза и ранних стадий развития зародышевого мешка нуцеллус разрушается. Микропилярная часть эпидермы нуцеллуса присутствует более продолжительное время над дегенерирующими мегаспорами, оболочки клеток утолщаются и ослизняются, цитоплазма и ядра лизируют.

Мегаспорогенез. Археспорий у *S. palustris*, *S. sylvatica* и *S. aspera* одноклеточный. Единственная археспориальная клетка дифференцируется в субэпидерме нуцеллуса и заметно отличается от окружающих клеток более крупным ядром и менее плотной цитоплазмой (рис. 5, *1*; 6, *1*). Эта клетка, не отделяя париетальную клетку, становится мегаспороцитом (рис. 5, *2*; 6, *3*), который вступает в мейоз. Наиболее продолжительной является профаза мейоза. За это время формируются и нуцеллус, и интегумент семязачатка (рис. 5, *2—5*; 6, *3*, *4*). Мейоз сопровождается цитокинезом, образуются последовательно диада клеток и линейная тетрада мегаспор (рис. 5, *7*; 6, *5*). Халазальная мегаспора продолжает развиваться, остальные постепенно дегенерируют, причем они, как и эпидерма нуцеллуса, к ним примыкающая, сохраняются продолжительное время (рис. 5, *7*, *10*; ± 6, *8*, *9*). У *S. palustris* отмечались случаи развития эпихалазальной мегаспоры в тетраде наряду с халазальной (рис. 5, *9*). Дальнейшего развития зародышевого мешка в этом случае проследить не удалось.

У *S. trinervis* археспорий многоклеточный. Несколько (до 8) клеток археспория, расположенных в 2—3 ряда, непосредственно становятся мегаспороцитами и одновременно вступают в мейоз (рис. 7, *1*). Париетальная ткань не образуется. Судьбу каждого мегаспороцита проследить довольно трудно. Возможно, не каждый из них делится, образуя тетраду: иногда образуется только диада клеток. Формируются многоклеточная структура, производное археспория, многочисленные тетрады мегаспор, а затем зародышевые мешки. Однако лишь в тетраде, расположенной в

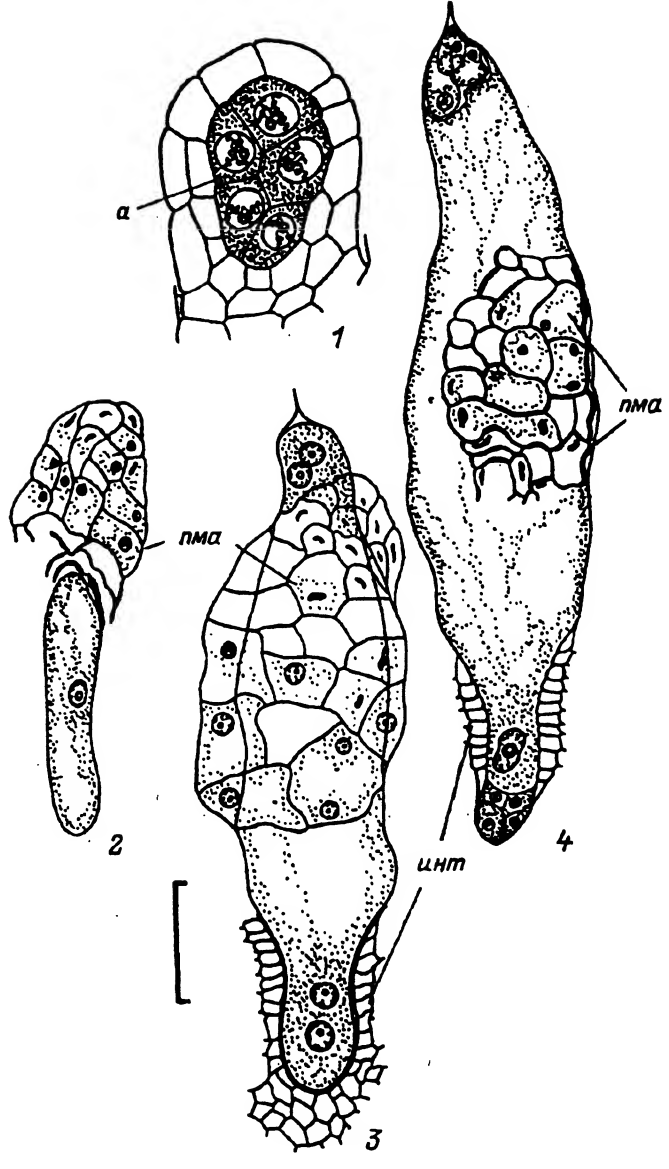
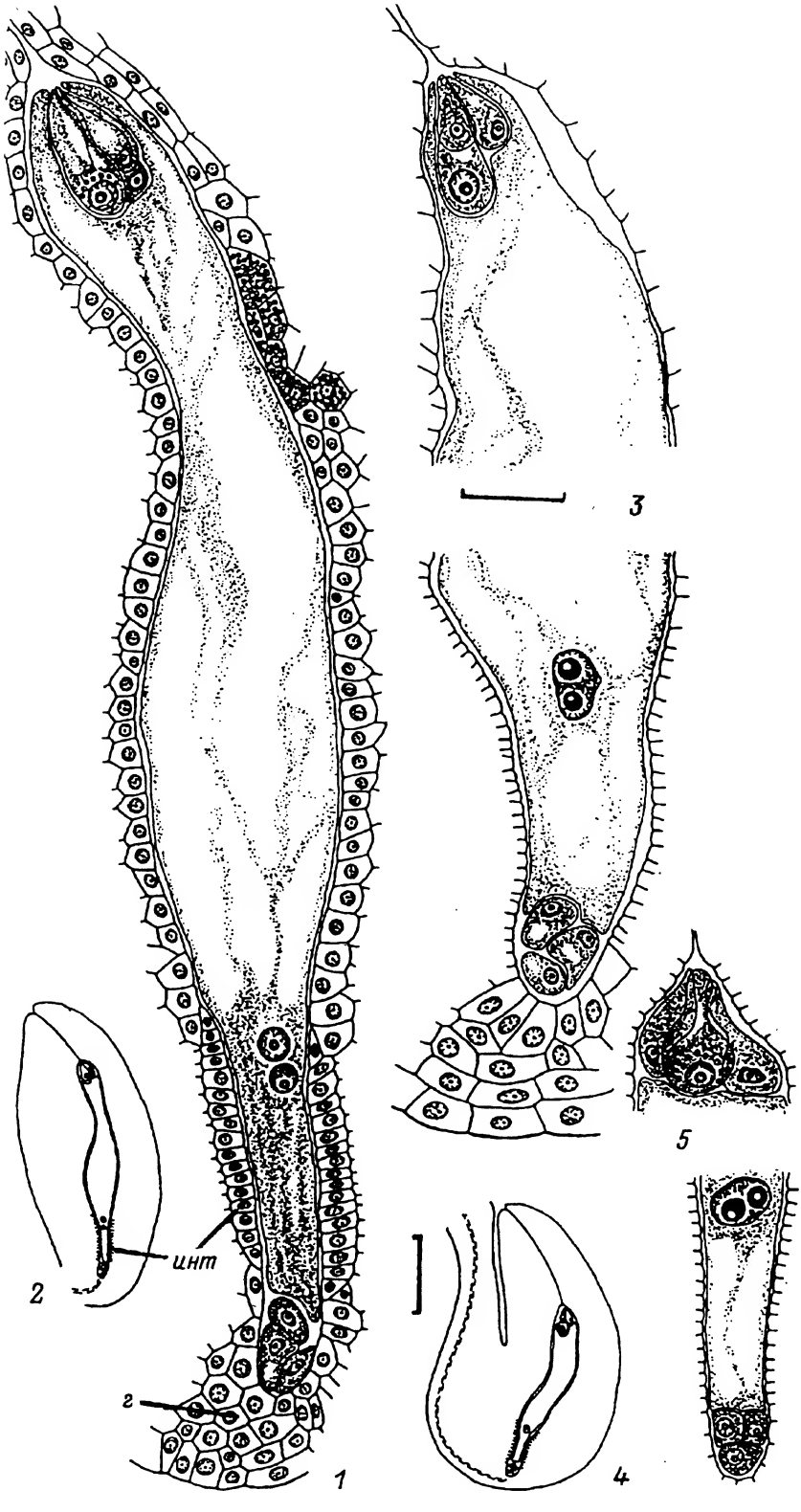


Рис. 7. Археспорий и зародышевый мешок *Stachys trinervis*.

1 — нуцеллус с многоклеточным археспорием; зародышевые мешки: *2* — одноядерный, 3—4-ядерный, *4* — зрелый, над ними виден комплекс клеток с ослизняющимися оболочками — производное многоклеточного археспория (*пма*). Остальные обозначения те же, что и на рис. 5, 6. Масштабная линейка: *1—4* — 0.02 мм.

халазальной части, из халазальной мегаспоры формируется зародышевый мешок, достигающий зрелости. Остальные приостанавливают свое развитие на 2-ядерной стадии. Многоклеточный комплекс, в клетках которого оболочки утолщаются и ослизняются, сохраняется в семязачатке на всех стадиях развития зародышевого мешка (рис. 7, *2—4*) и даже на ранних стадиях развития зародыша и эндосперма, постепенно дегенерируя (Камелина, Дзевалтовский, 1987).

Зародышевый мешок у всех исследованных видов моноспорический, развивающийся из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу. В развитии наблюдаются не только свойственные этому типу 3 синхронные митоза ядер, но и периоды


инт
г
1
2
3
4
5

значительного роста на разных стадиях ценоцита и сформированного зародышевого мешка. Это наиболее заметное увеличение зародышевого мешка между стадиями одноядерного и 2-ядерного вакуолизированного ценоцита (рис. 6, *6*, *8*) и 4-ядерного — зрелого зародышевого мешка (рис. 5, *10*; 6, *9*; 8, *1—4*). С 4-ядерной, а у *S. trinervis* — с 2-ядерной стадии микропилярная часть зародышевого мешка начинает вырастать за пределы интегументального тапетума и, становясь гаусториеподобной, разрушает прилегающие клетки интегумента (рис. 6, *9*, *10*; 7, *3*). Ядра в 4-ядерном зародышевом мешке, как и в 8-ядерном, располагаются по полюсам — в микропилярном и халазальном концах, в плотной цитоплазме, центральная часть клетки занята крупными вакуолями. Сформированный зародышевый мешок 7-клеточный, 8-ядерный. Во время созревания происходят дифференциация его элементов, слияние полярных ядер в халазальной части и значительный рост зародышевого мешка в сторону микропиле. Зрелый зародышевый мешок эллиптически-удлиненный, слегка изогнут из-за неравномерного врастания в интегумент центральной клетки, с узким трубовидным халазальным концом (рис. 7, *4*; 8, *1—4*). Яйцевой аппарат представлен грушевидной яйцеклеткой и 2 синергидами. Яйцеклетка — с типичной для нее дифференциацией, крупным ядром в апикальной и вакуолью в базальной части клетки. В цитоплазме вокруг ядра локализуются пластиды с зернами крахмала (рис. 8, *1*, *3*, *5*). Синергиды также грушевидные, но меньшего размера клетки, у *S. palustris*, *S. sylvatica* и *S. aspera* дифференцированные по типу яйцеклетки — с ядрами в апикальной и вакуолью в базальной части клеток (рис. 8, *1*, *3*, *5*), с плотной цитоплазмой, нитчатый аппарат в них не выражен. У *S. trinervis* синергиды с нитчатым аппаратом и типичной дифференциацией — вакуоли в базальной, а ядра в апикальной части клеток (рис. 7, *4*). Антиподы представлены 3 некрупными клетками, расположенными в узком халазальном конце зародышевого мешка чаще всего Т-образно (рис. 8, *1*, *3*, *5*). У *S. trinervis* одна из антипод может делиться, и их становится 4 (рис. 7, *4*). Антиподы имеют некрупные ядра, плотную цитоплазму и небольшие вакуоли. Центральная клетка очень крупная, пронизана тяжами цитоплазмы, между которыми располагаются вакуоли (рис. 8, *1*, *3*). Полярные ядра сливаются до оплодотворения в халазальной части зародышевого мешка, при этом у *S. aspera* ядрышки их не сливаются, крупное ядро центральной клетки содержит 2 больших ядрышка (рис. 8, *3*, *5*) и расположено на уровне верхней границы интегументального тапетума (рис. 8, *4*). У *S. trinervis* ядро центральной клетки с одним ядрышком и располагается вблизи антипод (рис. 7, *4*).

Обсуждение результатов

а). Об эмбриологических признаках рода Stachys

Проведенное исследование 4 видов рода *Stachys* позволяет провести сравнительно-эмбриологический анализ признаков, определенных у этих видов. Следует сразу отметить, что эти виды по признакам мужских и женских эмбриональных структур четко вписываются в спектр эмбриологических признаков сем. *Lamiaceae* (Камелина, Дзевалтовский, 1987). Так, для них, как и для других губоцветных, характерны центробежное формирование стенки гнезда пыльника, которая состоит из 4 слоев; клеточный секреторный тапетум с орбикулами; эфемерный средний слой; фиброзный эндотеций; симультанное образование тетрад микроспор; 2-клеточные пыльцевые зерна; анатропный семязачаток со слабо развитым нуцеллусом и одним интегументом

Рис. 8. Семязачаток и зародышевый мешок *Stachys aspera*.

1 — зародышевый мешок с дифференцированными элементами и еще не слившимися полярными ядрами; *2* — схема семязачатка на этой стадии; *3*, *5* — фрагменты зрелого зародышевого мешка с яйцевым аппаратом, антиподами и слившимися полярными ядрами; *4* — положение зрелого зародышевого мешка в семязачатке. Обозначения те же, что и на рис. 5—7. Масштабная линейка: *1*, *3*, *5* — 0.02 мм; *2*, *4* — 0.2 мм.

с интегументальным тапетумом, окружающим только халазальную часть зародышевого мешка; линейная тетрада мегаспор; Polygonum-тип развития зародышевого мешка. Характерными для рода *Stachys* являются наличие плацентоидов, стерильных выростов перегородки между гнездами в пыльнике, дуговидно изогнутая спорогенная ткань, гетероморфный тапетум, формирование фиброзных слоев со стороны связника. В семязачатке — это длительное существование микропилярной части эпидермы нуцеллуса и дегенерирующих мегаспор. Плацентоиды ранее отмечались в родах *Lavandula* и *Salvia* (Шоферистова, Резникова, 1977), а гетероморфный тапетум — у *Salvia* и *Nepeta*.

При идентичности протекания основных процессов развития мужских и женских эмбриональных структур, что вполне закономерно, у 4 видов *Stachys* обнаружены признаки, отличающие эти виды. В основном это признаки структуры эпидермы пыльника (причем многоклеточные железки на эпидерме пыльников у *S. trinervis* не свойственны другим видам рода), а также такие количественные признаки, как число слоев спорогенной ткани и степень развития плацентоидов в пыльнике, число клеток эпидермы нуцеллуса, число слоев интегумента, число клеток интегументального тапетума, гипостазы, число слоев халазы, равно как и величина пыльника, пыльцевого зерна, семязачатка, зародышевого мешка на одной и той же стадии, а также других структур. Различия наблюдаются в дифференциации клеток яйцевого аппарата, в частности синергид, в степени слияния полярных ядер.

б). О типе нуцеллуса в роде Stachys

По типу нуцеллуса во всех имеющихся сводках семязачаток представителей сем. *Lamiaceae* определяется как тенуинуцеллятный. По новой, предложенной И. И. Шамровым (1994), более подробной классификации типов нуцеллуса семязачаток видов *Stachys* скорее относится к медионуцеллятному типу. И если у *S. palustris*, *S. sylvatica* и *S. aspera* семязачаток по характеристике нуцеллуса можно классифицировать как базальную субвариацию, то у *S. trinervis* — латеральная субвариация перманентной (тенуинуцеллятной) вариации медионуцеллятного типа (Шамров, 1994). Микропилярная часть эпидермы нуцеллуса, наблюдающаяся продолжительное время, очевидно, может рассматриваться как эпистаза, особенно у *S. palustris*, которая в зрелом семязачатке, однако, не сохраняется.

в). О типе археспория в роде Stachys

S. trinervis отличается от остальных исследованных видов *Stachys* еще и таким качественным признаком, как многоклеточный (против одноклеточного) археспорий в семязачатке. Тип археспория отличает этот вид не только от видов рода *Stachys*, но и от остальных исследованных видов сем. *Lamiaceae*. Как крайне редкое явление, для некоторых видов семейства указывается наличие в отдельных случаях двуклеточного (наряду с одноклеточным) археспория.

По классификации археспория, предложенной О. П. Камелиной (1991; Kamelina, 1992), археспорий *S. trinervis* относится к I типу (одному из основных — многоклеточного археспория), третьей вариации, характеризующейся отсутствием париетальных клеток и дву-многослойным спорогенным комплексом. В эволюционном ряду эта вариация является производной первой вариации I типа с париетальными клетками и многослойным спорогенным комплексом, исходной в этом ряду и, очевидно, близкой к анцестральному типу. Тип археспория (I, 3) встречается также в семействах *Brassicaceae*, *Myrsinaceae*, *Santalaceae*, *Loranthaceae* и у отдельных видов из семейств *Scrophulariaceae* и *Fabaceae*. Несомненно, что этот тип является более продвинутым, чем тип (I, 1), но более примитивным по сравнению с одноклеточным археспорием.

Выводы

1. На уровне вида в роде *Stachys* диагностическими являются в основном количественные эмбриологические признаки.

2. Многоклеточный археспорий у *S. trinervis* — уникальное явление не только в роде, но и в семействе, признак примитивный, подтверждающий относительную древность и обособленность этого вида в системе рода.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-15-97918).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дзевалтовский А. К. Эмбриология губоцветных (*Labiatae* Juss.) // Бот. журн. 1976. Т. 64. № 1. С. 100—111.

Камелина О. П. Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений. Ташкент, 1991. 80 с.

Камелина О. П., Дзевалтовский А. К. Семейство *Lamiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae —Asteraceae*. Л., 1987. С. 225—236.

Камелина О. П., Проскурина О. Б., Жинкина Н. А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93—96.

Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982. 351 с.

Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae — Asteraceae* / Под ред. Т. Б. Батыгиной, М. С. Яковлева. Л., 1987. 392 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений. Принципы организации и типизации: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 36 с.

Шоферистова Е. Г., Резникова С. А. Локализация и динамика запасных питательных веществ и лавандина в развивающихся пыльниках лаванды // Цитология и генетика. 1977. Т. 11. № 5. С. 403—409.

Johri B. M., Ambegaokar K. B., Srivastava P. S. Comparative embryology of Angiosperms. Berlin etc., 1992. Vol. 1, 2. 1221 p.

Kamelina O. P. Female archesporium. New aproach on typology // Abstr. XII Int. Congr. on Sex. Plant Reproduction. Columbus, Ohio (USA), 1992. P. 32.

Kamelina O. P., Bosmanova N. Male embryonic structures in species *Stachys* (*Lamiaceae*) // Abstr. VIII Conf. of plant embryologists. Gdansk (Poland), 1997. P. 47.

Schnarf K. Beitrage zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten // Denkschr. Acad. Wiss. Wien. 1917. Bd 94. S. 211—275.

Wunderlich R. Ein Vorschlag zu einer naturlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkorper, der Samenentwicklung und des reifen Samens // Oester. Bot. Zeitschr. 1967. Bd 114. N 4-5. S. 383—483.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 IV 1998

SUMMARY

The development of male embryonic structures in four species of the genus *Stachys* — *S. aspera*, *S. sylvatica S. palustris* and *S. trinervis* occurs by the same type, but some features differ in their details. The anther is tetrasporangiate. Characteristic of all species is the presence of sterile protuberances, placentoids, in a partition between microsporangia. The formation of the microsporangial wall occurs cenrtifugally according to a Dicotyledonous type. The fully formed wall consists of an epidermis, endothecium, one middle layer and tapetum. Tapetum is heteromorphic, cellular (secretory), with orbicules. The number of nuclei per tapetal cell is one or two, in *S. trinervis* sometimes 2—4. A middle layer is ephemeral. The endothecium and epidermis persist in mature anther. Fibrous thickenings are formed in the cells of the endothecium and 3—4 connective layers. Epidermis is covered by a cuticle, its cells have different configuration and different form: in

S. aspera they are papillioid, extended, in *S. palustris* slightly extended, in the two other species — flat. Only in *S. trinervis* multicellular trichomes (glands) are formed, and they are observed during the whole period of anther development but are destroyed at an anther maturity. Sporogenous tissue in *S. trinervis* is located in one line, in other species it is 2-serial, arch-like. The formation of microspore tetrads occurs according to simultaneous type, they are tetrahedral, in callosic walls. Mature pollen grains are two-celled. Anthers open introrsely by longitudinal splits with the help of insects-pollinators. Before anther opening, the placentoids and part of a partition between microsporangia are destroyed.

Stachys trinervis is a xerophyte subshrub growing in half-desert conditions on salted and rich gypsaceos soils in Badkhys (Turkmenistan). According to its embryological features it should be included in a spectrum of attributes of the *Lamiaceae* family. It is distinguished from other investigated species of the genus *Stachys*, and even from all the representatives of the *Lamiaceae* by the presence of the multicellular archesporium in its unitegmic tenuinucellate ovule. Some (up to 8) cells of the archesporium directly develop into megasporocytes which simuiltaneously undergo meiotic divisions. Numerous megaspore tetrads and some two-nucleate embryo sacs are formed, of which only one reaches its maturity. A complex of cells (derivatives of the archesporium) is presented for a long time in the ovule, until embryo and endosperm development. The walls of these cells are significantly thickened, their cytoplasm and nucleus gradually degenerate. In the other *Stachys* species which are perennial herbs of forest communities, the ovule is anatropous, unitegmic and tenuinucellate, archesporium is unicellular, similar to the majority of the *Lamiaceae*. Megaspore tetrad is linear. The development of the embryo sac conforms to the Polygonum-type. The presence of two-celled archesporium in the family is very rare.

In this group of the species, which belong to different sections of the genus *Stachys*, the features, distinguishing them at the species level, are the following: the structure of the epidermis, the number of layers and cells of the sporogenous tissue, and also the degree of the development of placentoids (the number of layers of cells in height and width is different in different species). These distinguishing features are also the number of cells in the nucellar epidermis, in hypostase, number of layers of the integument, of chalaza, etc. In addition, *S. trinervis* differs from others by the formation of multicellular glands on the epidermis and by nucellus and archesporium.

Thus, multicellular archesporium of *S. trinervis* is the unique phenomenon not only in *Stachys*, but also in the *Lamiaceae*. Such ancestral feature testifies that *S. trinervis* is the most primitive species within the genus.

УДК 582.988 : 581.163 : 581.3

© А. С. Кашин, М. П. Чернышова, А. Н. Сенников, О. В. Откало, В. В. Титовец

ПОТЕНЦИАЛ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ АГАМНОГО КОМПЛЕКСА *PILOSELLA* (*ASTERACEAE*). 1. БАЗОВЫЕ ВИДЫ

A. S. KASHIN, M. P. CHERNISHOVA, A. N. SENNIKOV, O. V. OTKALO, V. V. TITOVETS.
SPECIATION POTENTIAL OF THE *PILOSELLA* (*ASTERACEAE*) AGAMIC COMPLEX. 1. BASE SPECIES

Приведены цитотаксономическая и ботанико-географическая характеристики базовых видов фрагмента агамного комплекса *Pilosella* из Саратовской обл.: *P. officinarum*, *P. praealta*, *P. vaillantii*, *P. echiodes*. Указаны сроки цветения, способы семенного размножения, варьирование семенной продуктивности по годам и всхожесть семян. Выявлено, что три первых вида — факультативные апомикты, последний — половой вид.

Ключевые слова: агамный комплекс, *Pilosella*.

Сравнительный анализ роли апомиксиса и амфимиксиса в сальтационном видообразовании был дан ранее: исследован потенциал изменчивости при половом размножении и агамоспермии в свете современных данных по молекулярной и популяционной генетике (Кашин, 1998), а также при критическом анализе структуры ряда агамокомплексов покрытосеменных показан возможный потенциал агамоспермии в такой разновидности сальтационного видообразования, как синтезогенетическое (Кашин, 1999). Сделано заключение, что агамоспермия у покрытосеменных приводит к «взрыву» формообразования и, находясь в равновесном состоянии с амфимиксисом, даже будучи временным явлением, в конечном счете приводит к образованию видов.

В цикле статей в свете сделанных ранее выводов о роли агамоспермии в сальтационном формообразовании будет рассмотрена структура фрагмента агамного комплекса *Pilosella* в северной части заказника «Алексеевские дачи» (Б.-Карабулакский р-н Саратовской обл.). В данной статье приводятся цитотаксономическая и ботанико-географическая характеристики, а также репродуктивная биология базовых таксономических видов агамокомплекса, т. е. исходных видов, на базе которых сформировалось все многообразие синтезогенетических производных.

Материал и методика

Для исследования таксономической структуры агамокомплекса осуществляли сбор гербарных материалов всего многообразия форм из естественных мест обитания и определение их до уровня таксономических видов и гибридных производных. Границы популяций выявляли путем пешеходных экскурсий с регистрацией краевых участков. Видовые названия и объем рода приведены по Р. Н. Шлякову (1989). Гербарные образцы хранятся на кафедре генетики Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского и в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Растения одних и тех же природных популяций исследовали в течение 5 лет. Изучение велось по следующим 5 параметрам: 1) сроки цветения; 2) качество

пыльцы; 3) частота зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития; 4) число апомиктичных семян, образовавшихся: а) в условиях беспыльцевого режима, б) при самоопылении, в) при свободном цветении; 5) всхожесть семян.

Соцветия на стадии бутонизации краевых цветков для цитоэмбриологического изучения перед самым цветением фиксировали в фиксаторе Чемберлена (Паушева, 1980). Качество пыльцы изучали по методике С. С. Хохлова с соавт. (1978). Препараты зародышевых мешков готовили по методике П. Г. Куприянова (1982), мацерировали цитазой. Материал окрашивали 2 %-ным ацетокармином с предварительным протравливанием железо-аммонийными квасцами. При этом в качестве маркерных признаков апомиксиса использовали развитие зародыша и (или) эндосперма в неоплодотворенном зародышевом мешке. Подсчет числа хромосом осуществляли в клетках корневых меристем на давленых препаратах. Материал фиксировали в ацетоалкоголе, окрашивали 4 %-ным ацетогематоксилином с предварительной обработкой бромнафталином (Абрамова, 1988).

Для анализа завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима кастрированные соцветия помещали под пергаментные изоляторы, где они находились до полного созревания семян. Кастрацию осуществляли до цветения краевых цветков срезанием верхней части соцветия на уровне перехода завязи в венчик цветка. Для контроля завязываемости семян при самоопылении соответственно некастрированные соцветия до цветения краевых цветков помещали под пергаментные изоляторы. При определении каждого из параметров в популяции в среднем исследовали ежегодно 30 соцветий. Под частотой апомиксиса понимали частоту завязываемости апомиктичных семян или процент зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития.

Всхожесть семян определяли при проращивании их на увлажненной фильтровальной бумаге в чашках Петри в условиях лаборатории.

Цитотаксономическая структура

Основу исследуемого фрагмента агамного комплекса формируют по крайней мере 4 таксономических вида рода *Pilosella* Tausch.: *P. echioides* (Lumn) F. Schultz et Sch. Bip., *P. officinarum* F. Schultz et Sch. Bip., *P. praealta* (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip., *P. vaillantii* (Tausch.) Soják. Они принадлежат к различным секциям рода (табл. 1), каждый из них — центральный вид своей секции и (или) центральная форма так называемого комплексного вида (species aggregata). Они отчетливо различаются морфологически.

P. echioides. Стебель, 30—80 см дл., опушенный направленными вверх и прижатыми светлыми простыми волосками: в нижней части стебля обильными, 1.0—1.5 мм дл., в верхней части — рассеянными (редкими), 2.5—4.0 мм дл.; по всей длине — с (плотным) звездчатым опушением. Ползучие побеги отсутствуют. Листья темно-зеленые или серовато-зеленые; прикорневые листья ко времени цветения отмирают; стеблевые листья в числе 7—15, ланцетные или ланцетно-лопатчатые, длинно и узко оттянутые к основанию, на верхушке коротко заостренные, сверху с частоватыми простыми волосками 1—2 мм дл., с рассеянными звездчатыми волосками, редко без последних, снизу с простыми и частыми звездчатыми волосками. Общее соцветие щитковидно-метельчатое, из 5—30 корзинок. Листочки обертки 6—7 мм дл., 0.8—1.0 мм шир., темные, с частыми простыми волосками 0.5—1.5 мм дл. и обильными звездчатыми волосками, всегда без железистых волосков. Ножки корзинок с редкими простыми волосками 0.5—1.5 мм дл. и войлочным звездчатым опушением. Цветки оранжево-желтые, рыльца желтые.

P. officinarum. Стебель (стебли) 10—50 см дл., с редкими простыми волосками 1—3 мм дл. и частыми черными железистыми волосками 0.2—0.8 мм дл., с войлочным звездчатым опушением. Ползучие побеги длинные, с уменьшающимися к концу побега листьями, или довольно короткие, с укореняющейся розеткой листьев на конце

ТАБЛИЦА 1

Видовая принадлежность (по: Шляков, 1989) и плотидность растений базовых таксономических видов

Род	Секция	Название вида (условный № популяции)	Плоидность
Pilosella Tausch.	*Echinina* (Naeg. et Peter) Schljak.	*P. echioides* (22ф, 33ф)	4n = 36, 18
	Pilosella	P. officinarum (22а, 33а)	6n = 45, 54
	Praealtina (Gremli) Schljak.	*P. praealta* (22г)	5n = 45
	Cymosina (Naeg. et Peter) Schljak.	*P. vaillantii* (22и)	5n = 45

побега, всегда тонкие. Листья зеленые, темно-зеленые или сизовато-зеленые; розеточные листья в числе 5—10, сверху с рассеянными простыми волосками до 7 мм дл., снизу с простыми волосками и плотным войлочным опушением; стеблевые листья отсутствуют. Общее соцветие состоит из 1 корзинки. Листочки обертки темные, 9—11 мм дл., с рассеянными до обильных железистыми волосками 0.4—1.0 мм дл., с обильными звездчатыми волосками, без каймы. Ножки корзинок с обильными железистыми волосками 0.1—0.3 мм дл. и войлочным звездчатым опушением, простые волоски от единичных до редких либо отсутствуют. Цветки (лимонно)-желтые, венчики снаружи с красными полосками, рыльца желтые.

P. praealta. Стебель 30—50 см дл., большей частью в основании с редкими отстоящими простыми волосками 2.5—4.0 мм дл., в верхней части с редкими до рассеянных звездчатыми волосками. Ползучие побеги обычно развиты, надземные, длинные, тонкие, многолистные, на конце обычно с укореняющейся розеткой. Листья светло-зеленые или сизовато-зеленые; розеточные листья в числе 3—10, 5—10 мм дл., ланцетные или линейно-лопатчатые, в основании длинно оттянутые, с острой верхушкой, сверху по краю с простыми волосками 2—4 мм дл., снизу по средней жилке с простыми волосками; стеблевые — в числе 2—4, схожие с прикорневыми, обычно только у самых верхних пластинка снизу в основании средней жилки также со звездчатыми волосками. Общее соцветие щитковидное или щитковидно-метельчатое, рыхлое, из 5—25 корзинок. Листочки обертки 5—6 мм дл., 0.5—0.8 мм шир., темные, со светло-зеленой или буроватой неопушенной каймой, с рассеянными простыми волосками 1—2 мм дл., редкими железистыми волосками 0.2—0.4 мм дл. и редкими до рассеянных звездчатыми волосками. Ножки корзинок с единичными простыми волосками 1—2 мм дл. и редкими железистыми волосками 0.2—0.4 мм дл. или без них, с очень рыхлым звездчатым опушением. Цветки желтые, венчик нередко с красноватыми полосками, зубцы венчика до раскрытия цветка зеленоватые, рыльца желтые.

P. vaillantii. Строго говоря, в исследуемом ценозе не обнаружены типичные растения этого вида, а только гибриды с одним из видов секции *Pratensina* — скорее всего с *P. onegensis* Norrl., по сумме признаков приближающиеся к *P. vaillantii.*

Обширная интрогрессивная гибридизация — одна из серьезных проблем для распознавания «базовых» видов анализируемого фрагмента агамокомплекса. Не исключено, что не только гибриды, но и родительские виды могут быть обнаружены в агамокомплексе. Однако до сих пор, несмотря на достаточно обильные сборы гербарного материала, типичные растения родительских видов в ценозе не выявлены. Поэтому здесь мы с определенной долей допущения приводим описание гибрида *P. vaillantii* × P. (?) *onegensis*, который по совокупности признаков приближается к *P. vaillantii.*

Стебель 40—70 см выс., в нижней части опушенный горизонтально отстоящими простыми волосками, в основании стебля весьма обильными, 0.7—1 мм дл., в середине — рассеянными до редких, 0.5 мм дл.; от верхушки до основания — с обильными звездчатыми волосками 0.2—0.3 мм дл.; в нижней половине — со светлыми железистыми волосками 0.2 мм дл. Ползучие побеги отсутствуют. Листья серовато-зеленые, розеточные листья в числе 3—6, около 10 см дл., ланцетно-лопатчатые или обратнояйцевидно-ланцетные, узко оттянутые к основанию, коротко заостренные, с шипиковидными зубцами; сверху — с рассеянными до частых простыми 0.5—0.8 мм дл. и звездчатыми волосками, снизу — с простыми и звездчатыми волосками; стеблевые листья лопатчатые, часто с широким основанием, сверху и снизу с простыми и звездчатыми волосками. Общее соцветие щитковидно-метельчатое, из 10—20 корзинок. Листочки обертки 5.5—6.0 мм дл., 0.6—0.8 мм шир., темные, по краю с очень узкой зеленой или буровато-зеленой каймой или без каймы, с (единичными) редкими до рассеянных темными простыми волосками 0.8—1.0 мм дл. и рассеянными до частых железистыми волосками 0.2—0.5 мм дл., с обычно многочисленными звездчатыми волосками. Чешуевидные листья в основании корзинок узкие, с очень узкой, светлой, опушенной звездчатыми волосками каймой. Ножки корзинок с многочисленными железистыми 0.2—0.3 мм дл. и единичными простыми волосками, с плотным звездчатым опушением. Цветки темно-желтые, рыльца темные.

Предварительным цитологическим анализом установлено, что растения *P. echioides* имеют плоидность 2n = 2x, 4x = 18, 36; *P.praealta* и *P. vaillantii* — 2n = 5x = 45; *P. officinarum* — 2n = 5x, 6x = 45, 54 (табл. 1). Полученные данные по *P. praealta* и *P. echioides* совпадают с литературными (Хромосомные..., 1969); сведений о числе хромосом у *P. vaillantii* в литературе не встречено. Для *P. officinarum* отмечено наличие полиплоидного ряда (от 2x до 10x для различных популяций, преимущественно 4x—6x) (Gadella, 1984, 1987, 1988).

Ботанико-географическая характеристика

Ни один из базовых таксономических видов не является эндемиком. На большей части своих ареалов они взаимоперекрываются, а на значительной территории распространены все четыре. Так, ареал *P. echioides* охватывает восток Средней Европы, Кавказ, Западную и Восточную Сибирь, Среднюю Азию, восточное Средиземноморье, Малую Азию, Иран, Монголию. Ареал *P. officinarum* — Скандинавия, Средняя Европа, Кавказ, Западная Сибирь, Атлантическая Европа, Средиземноморье, Малая Азия. Ареал *P. praealta* включает в себя Среднюю Европу, Средиземноморье, а ареал *P. vaillantii* (*P. cymosa* в русскоязычной литературе) — юг Скандинавии, Среднюю Европу, восточное Средиземноморье.

В европейской части России вид *P. echioides* распространен фактически повсеместно, за исключением самых северных районов. Встречается на сухих склонах, в степях, разреженных борах, на песках. *P. officinarum* встречается по всей европейской части России на опушках и полянах в сосновых лесах, на сухих лугах, открытых травянистых склонах, обычно на слабо задернованной песчаной и каменистой почве. Ареал вида *P. praealta* в пределах европейской части России ограничивается центральными и западными районами (Шляков, 1989). Юго-восточная граница ареала данного вида, вероятно, не заходит далее местоположения описываемой популяции (Невский, 1936; Маевский, 1940; Юксип, 1960; Конспект..., 1983; Шляков, 1989). Растения обитают на сухих лугах, лесных полянах и опушках, сухих склонах, окраинах полей, в разреженных лесах. *P. vaillantii* — растение запада и севера европейской части России. На юго-востоке граница ареала вида проходит по Саратовской обл. Места обитания сходны с местами обитания предыдущих видов: на сухих луговинах, в степях. Таким образом, с экогеографической точки зрения описываемый фрагмент комплекса представлен 2 видами, ареалы которых включают район его местоположения (*P. echioides* и *P. officinarum*), в то время как популяции

2 других видов обитают на границе указанных для них основных ареалов (*P. vaillantii*, *P. praealta*). Это, правда, не исключает того, что указаний в литературе на большую продвинутость их ареалов на юго-восток нет по причине слабой изученности.

Наибольшей стабильностью морфотипа в пределах обширного ареала характеризуется вид *P. echioides*. Правда, подобно *P. vaillantii* и *P. praealta*, он входит в состав одноименного видового комплекса (species aggregata) секции *Echinina*. Такие комплексы у *Pilosella* состоят из более или менее многочисленных форм, как полагают ранга подвидов или микровидов (Шляков, 1989). С этой точки зрения, комплексный вид *P.* aggr. *echioides* в пределах обширнейшего ареала Восточной Европы явно обеднен формами, включая в себя всего 5 подвидов, из которых 2 — с обширнейшими ареалами, а 3 — неперекрывающиеся ареалами эндемики. А по всей секции *Echinina* в пределах флоры Восточной Европы выявлено лишь 7 форм. В то же время *P.* aggr. *cymosa* включает 16 подвидов, обитающих в Восточной Европе, из которых 15 — эндемики и один имеет обширный ареал, а в секции *Cymosina* по Восточной Европе выделяется 30 подвидов. Такая же картина имеет место и в секции *Plaealtina*, где по *P.* aggr. *praealta* в пределах Восточной Европы выделено 18 подвидов, из которых 9 имеют более или менее обширные ареалы, остальные — эндемики. К последнему комплексному виду близко примыкает *P.* aggr. *bauhinii*, состоящий в свою очередь из 23 подвидов, из которых 15 с более или менее обширным ареалом, а 8 — эндемичные. В целом по секции *Praealtina* во флоре Восточной Европы выделено 68 подвидов (Шляков, 1989). *P.* aggr. *officinarum* вообще относится к одному из самых полиморфных комплексных видов рода. В литературе для него приводится 624 подвида или микровида (Zahn, 1923), в том числе обитающих в пределах ареала Восточной Европы — около 120 (Юксип, 1960). Важно отметить, что речь при этом идет о производных негибридной природы. Массу промежуточных форм между различными видами как продуктов гибридогенеза мы пока не принимаем во внимание. Существенным моментом является то, что и без гибридогенеза эти комплексные виды (Шляков, 1989), секции и циклы (Юксип, 1960) сложно дифференцированы, а формы, их составляющие, зачастую имеют большие ареалы, нередко перекрывающиеся или совпадающие между собой. Но в пределах рода одни агрегатные виды (*P. echioides*) имеют гораздо менее сложную структуру, чем другие (*P. officinarum*, *P. praealta* или *P. vaillantii*).

Фрагмент агамокомплекса *Pilosella* заказника описывается на примере популяций растений всех 4 видов на заливном лугу и его окрестностях, а также популяций *P. officinarum* (33а) и *P. echioides* (33ф) по опушкам остепненного бора, находящегося на расстоянии 3 км северо-западнее заливного луга. Между популяциями одних и тех же видов — участок сплошного широколиственного леса. Растения *P. echioides* встречаются только по опушкам и в лес фактически не углубляются, а растения *P. officinarum* кроме открытых мест обитания встречаются в сильно разреженном лесу. Учитывая известные скорости потока генов и расселения (Ehrlich, Raven, 1969; Endler, 1973, 1977; Stanley, 1979; Levin, 1979, 1981, 1993; Ehrlich, White, 1980; Fenster, 1991) и заселенность пространства между популяциями одних и тех же видов, представляется маловероятным, что между ними имеет место какой бы то ни было поток генов.

Остепненный сосновый бор представлен разреженным древостоем *Pinus sylvestris* L. с примесью дуба и липы. Почвы песчаные. Перепад высот по отношению к уровню заливного луга, находящегося на равнине, составляет около 150 м. Песчаный характер почв и подстилающих пород делает этот перепад высот достаточным для того, чтобы в бору создались сильно аридные условия обитания. Площадь исследуемого участка бора около 5 га. Разреженный древостой перемежевывается небольшими остепненными участками. Растения *Pilosella echioides* произрастают по открытым остепненным участкам, а также вдоль дорог и иногда между далеко отстоящими друг от друга деревьями. Растения *P. officinarum* произрастают по разреженному древостою. Так что микропопуляции этих двух видов лишь на границе древостоя и остепненных участков располагаются непосредственно вблизи друг от друга.

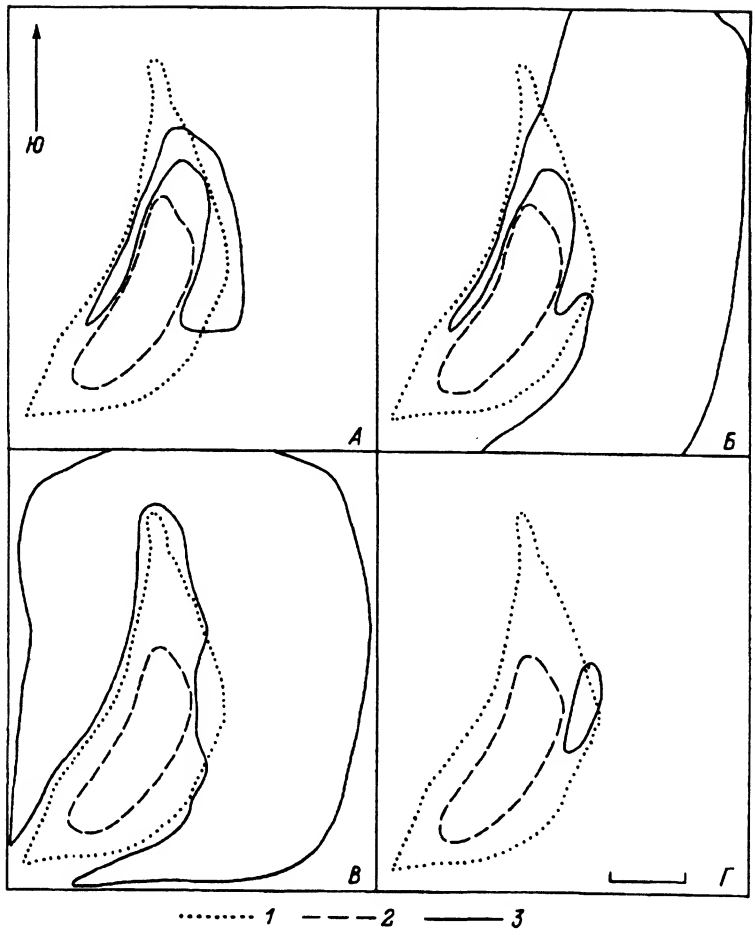


Рис. 1. Границы популяций таксономических видов исследуемого агамокомплекса *Pilosella* на заливном лугу в северной части заказника «Алексеевские дачи».

А — P. praealta, Б — P. officinarum, В — P. vaillantii, Г — P. echioides. Границы: *1* — луга, *2* — заливаемой части луга, *3* — популяции. Масштабная линейка — 100 м.

Заливной луг занимает площадь около 5 га, вытянут с севера на юг. Вся центральная часть луга заливается талыми водами. В зависимости от снежности зимы и влажности летнего сезона она пересыхает к 15 июня—30 июля. По периферии незатапливаемая талыми водами полоса в 25—40 м занята разнотравно-луговой растительностью. С востока и северо-востока луг опоясан искусственными сосновыми насаждениями, с юго-востока — посадками лиственницы. С запада к лугу подступают посадки березы, с северо-запада — посадки сосны. Возраст всех искусственных насаждений около 30—40 лет. Лишь с северо-востока небольшим фрагментом непосредственно к лугу подступает естественный дубовый лес с примесью клена и липы. За искусственными посадками, ширина которых находится в пределах полукилометра, на севере и северо-востоке располагается коренной лес, доминирующими породами в котором являются липа и дуб.

Расположение популяций базовых таксономических видов агамокомплекса на заливном лугу и в его окрестностях показано на рис. 1. Растения *P. praealta* занимают северную, северо-восточную и северо-западную оконечности луга, узкой полосой подковообразно огибая заливаемую его часть и почти не углубляясь в лес. Растения *P. officinarum* (популяция 22а) занимают те же места обитания и, кроме того,

углубляются в разреженные посадки сосны по восточной и северо-восточной сторонам луга на расстояние до 500 м. *P. vaillantii* встречается по тем же местам обитания, что и растения предыдущего вида. Растения вида *P. echioides* (популяция 22ф) отмечены только в северо-восточной части луга, преимущественно по самой границе насаждений и открытых пространств.

Репродуктивная биология базовых таксономических видов

Сроки цветения. И в остепненном сосновом бору, и на заливном лугу во все годы наблюдений (1993—1997 гг.) сроки цветения всех видов агамокомплекса частично взаимоперекрывались. Средние сроки приведены на рис. 2. Разгар цветения *P. officinarum* падает чаще всего на июнь, затем по отдельным куртинам единичные растения вторично цветут вплоть до начала сентября. Разгар цветения *P. vaillantii* и *P. praealta* приходится обычно на вторую половину июня и первую декаду июля. Растения *P. echioides* в сосновом бору зацветают раньше, обычно уже с середины июня, и к концу июля массовое цветение заканчивается, в то время как на заливном лугу сроки цветения растений этого вида выпадают на июль и первую половину августа. После указанных сроков в популяциях и на лугу, и в сосновом бору цветут отдельные растения, как правило захватывая еще и начало сентября. Характерно, что интервал времени, в течение которого массово цветут *P. officinarum* и *P. echioides*, в сосновом бору значительно более продолжителен (обычно вторая половина июня и первая половина июля), чем на заливном лугу (обычно первая декада июля), за счет того что *P. officinarum* в бору зацветает примерно на неделю позже, чем на лугу, а *P. echioides* — наоборот, в среднем на две недели раньше.

Способ размножения. Частично результаты были опубликованы ранее (Кашин, Чернышова, 1997). Анализ качества пыльцы показал, что популяции *P. officinarum*, *P. vaillantii*, *P. praealta* характеризуются высоким уровнем ее стерильности — не ниже 50.56±6.16 %. У *P. praealta* в цветках всех изученных соцветий пыльца полностью отсутствовала. Почти в половине соцветий отсутствовала пыльца и у *P. vaillantii* (табл. 2). Резкой контрастностью по состоянию пыльцы отличались растения исследованных популяций *P. echioides* (33ф). Степень дефектности пыльцы

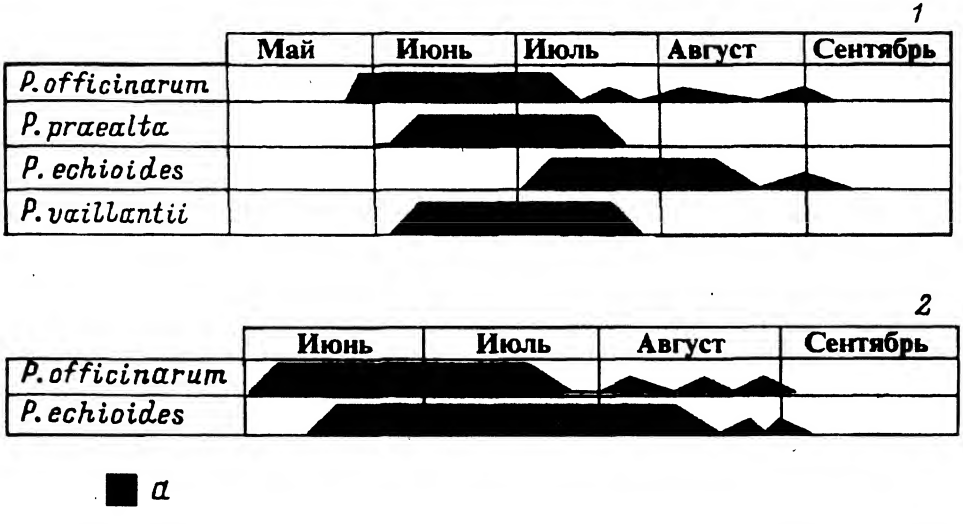


Рис. 2. Сроки цветения растений в популяциях различных видов агамокомплекса *Pilosella* на заливном лугу (*1*) и в остепненном сосновом бору (*2*).

a — фаза цветения.

ТАБЛИЦА 2

Качество пыльцы и частота апомиктично развивающихся зародышевых мешков в популяциях базовых видов *Pilosella*

Вид	Стерильность пыльцы, %	Изучено зародышевых мешков	
		всего, шт.	доля апомиктичных, %
P. officinarum	50.56±6.16	615	56.21±4.16
P. praealta	100.00±0.00*	317	60.99±5.36
P. echioides 33ф	14.44±4.97**	790	0.90±0.40
P. vaillantii	69.94±6.80***	310	50.90±4.14

Примечание. * — полное отсутствие пыльцы во всех соцветиях, ** — полное отсутствие пыльцы в 2 соцветиях, *** — полное отсутствие пыльцы в 13 соцветиях.

ТАБЛИЦА 3

Завязываемость и всхожесть семян в популяциях базовых таксономических видов *Pilosella* в 1993 г.

Вид	Завязываемость семян, %			Всхожесть семян*, %
	при самоопылении	при кастрации	при свободном цветении	
P. officinarum (22а)	65.74±6.24	75.40±7.28	Нет данных	31.81±3.62
» » (33а)	71.97±4.33	62.50±4.61	88.07±5.02	39.50±4.16
P. praealta	60.80±2.38	57.90±3.74	Нет данных	52.45±2.64
P. echioides (22ф)	—	—	71.05±4.70	22.08±3.97
» » (33ф)	—	—	Нет данных	30.00±2.82
P. vaillantii	Нет данных	77.90±0.91	» »	60.00±2.72

Примечание. * — всхожесть для *P. echioides* определена при свободном цветении, для прочих видов — при самоопылении. Прочерк означает, что апомиктичных семян нет, отмечено наличие невыполненных партенокарпических семянок при среднем их числе в соцветии 41.7±4.8.

у растений этого вида была достоверно (при $P = 0.001$) ниже, чем в первой группе популяций (14.44±4.97 %).

Полное совпадение в распределении популяций на две группы имело место и по частоте встречаемости зародышевых мешков с признаками апомиксиса (табл. 2). В популяциях первой группы видов она варьировала от 50.90±4.14 до 60.99±5.36 %. В популяции *P. echioides* (33ф) доля зародышевых мешков с признаками апомиксиса не превышала 0.90±0.40 %.

У растений первой группы видов отмечена высокая завязываемость жизнеспособных семян в условиях изолирования соцветий (57.9—77.9 %) (табл. 3). Для видов рода *Taraxacum* предложены критерии, в соответствии с которыми при частоте завязываемости семян в условиях самоопыления на уровне 20—80 % (чаще всего около 65 %) форма относится к факультативно агамоспермной, при частоте завязываемости, близкой к 0 %, — к сексуальной, при частоте завязываемости выше 80 % — к облигатно агамоспермной (Richards, 1973; Rousi et al., 1985). По другим представлениям даже частоты завязываемости семян при самоопылении на уровне 85—90 % достаточно для того, чтобы относить форму к факультативно агамоспермной (Jenniskens et al., 1984). Если распространить эти критерии на популяции и виды рода *Pilosella*, то в соответствии с ними исследованные нами популяции *P. officinarum*, *P. praealta* и *P. vaillantii* следует отнести к факультативно агамоспермным.

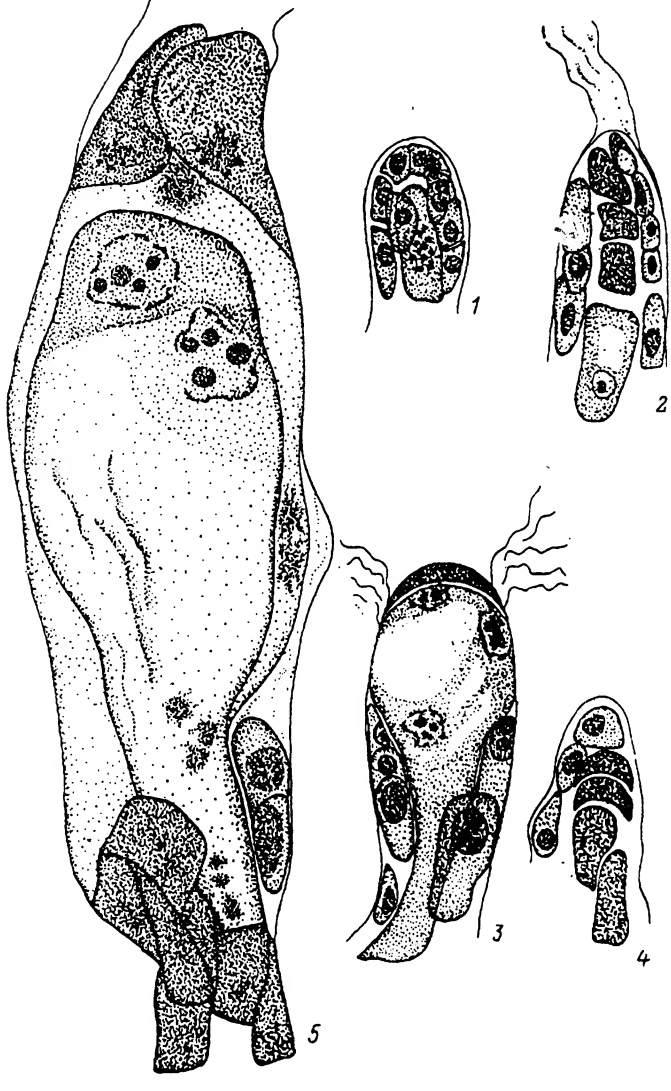


Рис. 3. Развитие мегагаметофита *Pilosella vaillantii*.

1 — археспориальная клетка в окружении апоспоровых инициалей; *2* — тетрада мегаспор в окружении апоспоровых инициалей; *3* — развивающийся зародышевый мешок в присутствии остатков клеток тетрады и в окружении апоспоровых инициалей; *4* — дегенерирующие клетки тетрады в присутствии апоспоровых инициалей; *5* — два зародышевых мешка из одной семяпочки, один из которых дегенерирует.

Образования апомиктичных семян у *P. echioides* не отмечено. Завязавшиеся в соцветиях и на заливном лугу (22ф), и в сосновом бору (33ф) (41.7±4.8 %) невыполненные семянки оказались партенокарпическими. При эмбриологическом контроле в таких плодах обнаруживался дегенерированный зародышевый мешок, окруженный разросшимся интегументальным тапетумом, т. е. популяции *P. echioides* (22ф, 33ф) однозначно следует отнести к формам, размножающимся сексуально. Кстати сказать, и трехлетнее наблюдение за популяцией (46ф) этого вида в Пугачевском р-не Саратовской обл. однозначно показало, что семена в условиях самоопыления не завязываются. Однако в результате цитоэмбриологического контроля было выявлено, что в популяции этого вида незначительная (0.4 %) доля апомиктично (партеногенетически) развивающихся зародышевых мешков все же имеется.

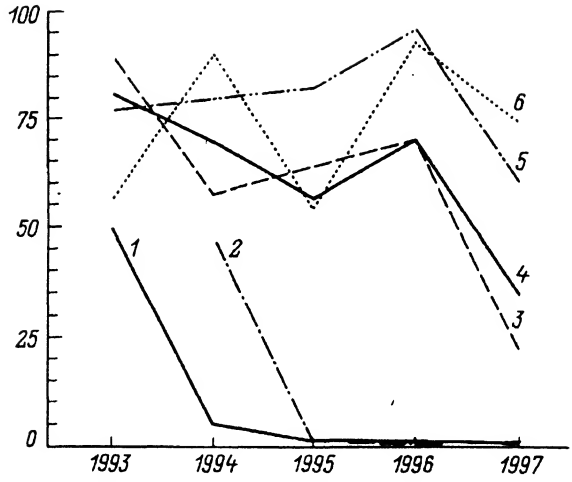


Рис. 4. Частота образования семянок в условиях самоопыления у растений в популяциях базовых таксономических видов *Pilosella* в различные годы генерации.

1 — *P. echioides* (33ф), *2* — *P. echioides* (22ф), *3* — *P. officinarum* (33а), *4* — *P. officinarum* (22а), *5* — *P. vaillantii*, *6* — *P. praealta*. У *P. echioides* семянки партенокарпические. По оси абсцисс — годы наблюдений, по оси ординат — завязываемость семян, %.

Популяции первой и второй групп по всем изученным показателям достоверно различаются при $P = 0.001$ (табл. 2, 3). При сравнении завязываемости семян у *P. officinarum* в условиях беспыльцевого режима, при самоопылении и при свободном цветении выявлено, что в условиях свободного цветения завязываемость семян возрастает на 15—25 % (табл. 3). Этот факт является дополнительным свидетельством в пользу того, что форма относится к факультативно агамоспермной.

Дополнительные исследования ранних этапов развития мегагаметофита свидетельствуют о том, что у исследованных апомиктичных форм имеет место апоспория. Наряду с развитием археспориальной клетки, образованием тетрады мегаспор и развитием эуспорического зародышевого мешка имеют место формирование и развитие апоспоровых инициалей, в том числе и при дегенерации тетрады мегаспор (рис. 3, *1—4*). В некоторых случаях отмечали образование двух зародышевых мешков в одной семяпочке, один из которых является, вероятно, апоспорическим, второй — эуспорическим (рис. 3, *5*). Да и литературные данные свидетельствуют в пользу того, что в пределах рода *Pilosella* имеет место только одна форма гаметофитного апомиксиса, а именно — апоспория (Rosenberg, 1907; Skalinska, 1967; Gadella, 1984).

Достоверно неразличающиеся показатели завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима и при самоопылении по всем четырем видам агамокомплекса (табл. 3) говорят о том, что все эти виды являются облигатными аллогамами и для выявления частоты апомиксиса по завязываемости семян у них достаточно осуществлять подсчет частоты завязываемости семян в условиях самоопыления, с исключением процедуры кастрации. Это значительно облегчает и упрощает процесс, не ведя к потере надежности, а против определения параметра по частоте встречаемости зародышевых мешков с признаками апомиксиса еще и значительно повышает точность определения. Поэтому в последующем мы ограничимся только определением частоты апомиксиса по этому параметру.

В одних и тех же популяциях базовых видов агамного комплекса имеет место широкое варьирование завязываемости семян по годам в пределах от 56 до 100 % (рис. 4). Интересно, что у *P. officinarum* при средней частоте завязываемости семян в первые 4 года наблюдения 56—89 % в условиях холодного влажного лета 1997 г. в обоих популяциях (22ф и 33ф) завязываемость семян резко (до 34 и 21 % соответственно) снизилась. Несколько неожиданные результаты получены и при

определении всхожести семян базовых видов агамокомлекса (табл. 3). Максимальным этот показатель оказался у агамоспермных видов *P. vaillantii*, *P. praealta* (39.52—60.00 %). В то же время у полового вида *P. echioides* у растений обоих популяций он находился в интервале 22.08—30.00 %.

Замечания и выводы

Таким образом, исследуемый фрагмент агамного комплекса состоит как минимум из 4 базовых видов, имеющих обширные ареалы в Евразии и занимающих близкие места обитания в ценозах. Это — «хорошие» (в понимании В. Гранта (1984)) таксономические виды, т. е. имеющие обширные ареалы и относительно устойчивый морфотип (за исключением *P. vaillantii*). При этом 3 из них хотя и имеют синтезогенетическую природу, так как являются полиплоидами (4х—6х), но не являются явными гибридными производными. Только в отношении четвертого вида есть серьезные основания предполагать его гибридогенную природу (*P.* × *vaillantii-onegensis*). Три вида (*P. officinarum*, *P. praealta*, *P. vaillantii*) — факультативно апомиктичные, один (*P. echioides*) — половой, т. е. полноценный биологический вид. С этой точки зрения, чрезвычайно интересной является явно просматриваемая на уровне комплексных видов, в которые входят данные таксономические виды, закономерность: комплексный вид, в состав которого входит сексуальный *P. echioides*, имеет в пределах своего ареала явно менее сложную дифференциацию, чем соответствующие комплексные виды, включающие факультативно агамоспермные *P. officinarum*, *P. vaillantii*, *P. praealta*. Мы полагаем, что это не случайное, а глубоко закономерное явление. Причем в основе этой дифференциации лежит отнюдь не гибридизация, ибо образующие эти комплексы разноранговые формы, о которых идет речь, не имеют гибридогенной природы, не промежуточны по морфотипам. Т. е. гибридогенез, может быть, даже не ведущее, с точки зрения дробления агамокомплекса на формы различного ранга, явление. Он в немалой степени размывает картину структурированности комплекса в различных его частях, усложняет понимание структуры агамокомплекса и вычленение всего многообразия механизмов формообразования. Но, очевидно, сам по себе формообразовательный процесс в агамокомплексе включает в себя гибридогенез лишь как неизбежную, но не единственную и, может быть, даже не главную составляющую. Дифференциация, усложнение структуры агамокомплекса имеют место и без гибридогенеза (причем у агамоспермных форм в несравнимо большей мере, чем у сексуальных). Если не признавать эту точку зрения, а полагать, что вся сложность структуры агамокомплекса есть результат лишь гибридогенеза и полиплоидии, причем преимущественно в исторически отдаленные времена, то мы должны допустить, что исходных видов, участвовавших в образовании структуры агамокомплекса, было десятки и подавляющее их число исчезло, вытеснено гибридогенными производными. Но у нас нет для подобного рода заключения достаточных оснований. Гораздо более логично признать, что подавляющая часть форм агамокомплекса — продукт формообразовательного процесса негибридогенной природы. Но в этом случае мы с неизбежностью приходим к заключению, что при агамоспермии имеют место несравнимо более глубокая и интенсивная дифференциация и скорость формообразовательного процесса, чем при облигатной сексуальности.

Вся сложность, таким образом, состоит в том, что мы застаем агамокомплекс в динамике формообразования при такой структурной дифференциации, когда образовавшиеся формы имеют различный ранг (от локального микровида до «хорошего» таксономического вида). И все попытки унифицировать подход к таким формам оказываются обреченными на провал. Выход из создающегося положения, вероятно, один — попытаться разобраться в том, какие доминирующие процессы формообразования имеют место в агамокомплексе, т. е. результатом чего (сальтационной трансформации без гибридогенеза и полиплоидии или с участием последних) является бóльшая часть форм агамокомплекса и какова роль при этом полового процесса и

агамоспермии. Мы полагаем, что основная сложность структуры агамокомплекса обязана не столько гибридогенезу, сколько сальтационным трансформациям и сохранению благодаря агамоспермии в той или иной мере сильно отклонившихся форм. Структура комплексных видов или секций, к которым относятся базовые таксономические виды исследуемого фрагмента агамокомплекса, это подтверждает. Она указывает и на то, что сексуальность в отношении такого рода формообразования несравнимо более ограниченна.

Растения сексуального вида *P. echioides* — низкие полиплоиды (2n = 4x = 36). Это противоречит принятому представлению о том, что исходные половые формы агамокомплекса, на базе которых он развивается, неизменно являются диплоидами (Грант, 1984). В границах исследуемого фрагмента агамокомплекса и в ближайшем окружении не обнаружено других половых видов рода *Pilosella*, т. е. исходный половой вид лишь один и многообразие гибридных форм, о котором речь будет идти в следующей статье цикла, базируется не на гибридизации половых форм между собой или их полиплоидизации, а на обязательном участии факультативно агамоспермных форм.

Два биотопа в границах агамокомплекса, выбранные нами для сравнительного анализа потенциала формообразования видов агамокомплекса, имеющих различные способы семенного воспроизводства, имеют различный набор исходных таксономических видов. Популяции одних и тех же видов, обитающие в различных биотопах, с большой долей вероятности абсолютно не контактируют друг с другом. При этом в одном биотопе (остепненный сосновый бор) обитают, перекрываясь как по местообитанию, так и по срокам цветения, растения полового вида *P. echioides* и факультативно агамоспермного таксономического вида *P. officinarum*. Во втором биотопе (заливной луг) обитают в тесном контакте растения всех 4 исходных таксономических видов, включая и половой, и агамоспермный виды, растения которых обитают в первом биотопе. С этой точки зрения, биотопы по набору исходных таксономических видов агамокомплекса удобны для целей предполагаемого анализа, а именно для выявления потенциала синтезогенетического формообразования половых и агамоспермных форм агамокомплекса.

В силу того что полученные результаты по определению завязываемости семян при различных режимах изоляции достоверно не отличаются друг от друга и дают более адекватные сведения о частоте апомиксиса в популяциях, чем цитоэмбриологические методы анализа, в последующем при определении частоты апомиксиса отдельных растений и форм синтезогенетической природы в агамокомплексе будет достаточным определение частоты завязываемости семян в условиях самоопыления. Это существенно упрощает и ускоряет процесс установления способа семенного размножения форм и частоту апомиксиса у них.

Представляется интересным, что популяции 2 (*P. vaillantii*, *P. praealta*) из 4 базовых видов агамокомплекса скорее всего находятся на границе ареала вида и могут рассматриваться обитающими в экстремальных по отношению к типичным для этих видов условиях обитания. Кстати сказать, абсолютная стерильность пыльцы у *P. praealta* и отсутствие пыльцы в половине соцветий у *P. vaillantii* могут также косвенно свидетельствовать в пользу того, что формы обитают в нетипичных (экстремальных) для них условиях.

Из всех базовых видов агамокомплекса ранее исследовали, с точки зрения способа семенного размножения, вероятно, только *P. officinarum* (Gadella, 1984, 1987, 1988). При этом выявлена интересная картина, в соответствии с которой растения из популяции четной плоидности воспроизводятся сексуально, растения из популяции нечетной плоидности — факультативно апомиктичны. Мы уже обсуждали данный вопрос в связи со структурой агамных комплексов и проблемой синтезогенетического видообразования (Кашин, 1999).

Как уже отмечалось, популяции *P. echioides* (22ф, 33ф) однозначно следует отнести к сексуально размножающимся. Однако цитоэмбриологический контроль показал, что в популяции этого вида незначительный (0.9±0.4 %) процент партено-

генетически развивающихся зародышей все же имеется. Кстати сказать, в наших исследованиях и при цитоэмбриологическом изучении половых сородичей апомиктичных форм из других родов *Asteraceae* (*Taraxacum serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir. и *Hieracium umbellatum* L.) отмечено партеногенетическое развитие 0.5—0.9 % зародышей. Для последнего вида аналогичные данные получены по 2 годам наблюдения (Кашин, Чернышова, 1997). Интересно, что в пределах этого полового диплоидного вида ранее были обнаружены апомиктичные формы: *H. umbellatum* var. *apomicta* (2n = 18) и *H. umbellatum* var. *linearifolium* (2n = 27), возникшие путем внутривидовой гибридизации (Gentcheff, 1941). Кроме того, у данного вида обнаружен полиплоидный ряд (2x, 3x, 4x, 6x) (Хромосомные..., 1969), который может быть аналогичен тому, что имеется у *Pilosella officinarum*, с апомиктичным размножением форм с нечетной плоидностью. Эти обстоятельства указывают на то, что в агамокомплексе даже формы, считающиеся облигатно амфимиктичными, имеют определенную, хотя и слабо выраженную, склонность к апомиксису.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-49032).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. И. Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристеме и пыльцевых зернах культурных растений. Л., 1988. 61 с.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Кашин А. С. Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // Журн. общ. биол. 1998. Т. 58. № 2. С. 171—191.

Кашин А. С. Структура агамокомплексов и проблема сальтационного видообразования у покрытосеменных // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 15—29.

Кашин А. С., Чернышова М. П. Частота апомиксиса в популяциях некоторых видов *Taraxacum* и *Hieracium* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 14—24.

Конспект флоры Саратовской области. Ч. 3. Саратов, 1983. 108 с.

Куприянов П. Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков: А. с. № 919636 // Бюл. изобр. 1982. № 14. С. 7.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. М.; Л., 1940. 826 с.

Невский С. А. Род *Hieracium* L. — Ястребинка // Флора юго-востока европейской части СССР. Вып. 4. *Pyrolaceae* — *Compositae*. Л., 1936. С. 475—483.

Паушева А. Г. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.

Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов. 1978. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. 926 с.

Шляков Р. Н. Ястребиночка — *Pilosella* Hill. // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 300—377.

Юксип А. Я. Род *Hieracium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1960. Т. 30. 698 с.

Ehrlich P. R., Raven P. H. Differentiation of populations // Science. 1969. Vol. 165. P. 1228—1232.

Ehrlich P. R., White R. P. Colorado checkerspot butterflies: isolation, neutrality, and the biospecies // Amer. Nat. 1980. Vol. 115. P. 328—341.

Endler J. A. Gene flow and population differentiation // Science. 1973. Vol. 179. P. 243—250.

Endler J. A. Geographic variation, speciation, and clines. Princeton, N. Y., 1977. 246 p.

Fenster Ch. B. Gene flow in *Chamaecrista fasciculata*. 1. Gene dispersal // Evolution (USA). 1991. Vol. 45. № 2. P. 398—409.

Gadella Th. W. J. Cytology and reproduction of *Hieracium* subgenus *Pilosella* // Proc. Kon. Ned. Acad. Wet. ser. 1984. C 87 (4). P. 379—399.

Gadella T. W. J. Sexual tetraploid and apomictic pentaploid populations of *Hieracium pilosella* (Compositae) // Plant Syst. and Evol. 1987. Vol. 157, N 3—4. P. 219—245.

Gadella T. W. J. Some notes on the origin of polyploidy in *Hieracium pilosella* aggr. // Acta. Bot. Neerl. 1988. Vol. 37. N 4. P. 515—522.

Gentcheft C. Degenerative phenomens in the male gametophytes of *Hieracium* in relation to mitotic behavior of the cell // Yearb. Univ. st. Kliment Ochridsky Sofia. 1941. Vol. 19. P. 107—150.

Jenniskens M.-J. P. J., Wetzels P., Sterk A. A. Aspects of the flowering ecology of taxa of *Taraxacum* // Bot. Jahrb. Syst. 1984. Vol. 104. P. 369—400.

Levin D. A. The nature of plant species // Science. 1979. Vol. 204. P. 381—384.

Levin D. A. Dispersal versus gene flow in plants // Ann. Missouri Bot. Gard. 1981. Vol. 68. P. 233—253.

Levin D. A. Local speciation in plants: the rule not the exception // Syst. Bot. 1993. Vol. 18. N 2. P. 197—208.

Richards A. The origin of *Taraxacum* agamospecies // Bot. J. Linn. Soc. 1973. Vol. 66. P. 189—211.

Rosenberg O. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium* // Bot. Tidsskr. 1907. Vol. 28. P. 143—170.

Rousi A., Huttunen H., Hyrkas-Lyytikainen K. Chromosome and reproductive behavior of Finnish *Taraxacum* agamospecies // Nord. J. Bot. 1985. Vol. 5. N 2. P. 127—141.

Skalinska M. Cytological analysis of some *Hieracium* species, subgen. *Pilosella*, from mountains of southern Poland // Acta Biol. Cracov. 1967. Vol. 10. P. 127—141.

Stanley S. M. Macroevolution. San Francisco, 1979. 332 p.

Zahn K. H. Compositae — Hieracium. Abt. II // Engler A. Das Pflanzenreich. Bd 82. Leipzig, 1923. S. 1147—1532.

Саратовский государственный
им.Н. Г. Чернышевского
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 XII 1997

SUMMARY

The agamic complex of the reservation «Alexeevskiye dachi» (Saratov region) is based upon the taxonomic species *Pilosella echioides* (Lumn) F. Schultz et Sch. Bip., *P. officinarum* F. Schultz et Sch. Bip., *P. vaillantii* (Tausch.) Sojak. Each of them is the central species of its section. They are polyploid (4x—6x) and have vast areas. Three of these species are facultative apomicts and one (*P. echioides*) is an amphimict. The large part of their areas overlap.

The sexual species *P. echioides* is polyploid (2n = 4x = 36). This is at variance with the generally accepted view that original sexual forms which are the base of agamic complex formation are invariably diploid. In this agamic complex no other sexual species of this genus have been discovered. That is, a single species is initial for this agamic complex. All the variety of hybrid forms arises without obligatory participation of facultative agamospermous forms.

The time of flowering in all the species of the agamic complex partly coincides. The seed set of the basic species in the same populations varies greatly (50 to 100 %) depending on the year. Germination was highest in agamospermous species with odd ploidy (*P. vaillantii*, *P. praealta*) ranging from 52.5—60.0 %. In the two sexual *P. echioides* populations, only 22.0—30.0 % of seeds germinate, and in even apomictic polyploid *P. officinarum*, the germination does not exceed 39.5 %.

Even sexual *P. echioides* plants have parthenogenetically developing embryos (up to 0.9 %). This suggests that in agamic complex even forms behaving as obligate amphimicts have a definite, though weakly expressed, ability for the apomixis.

УДК 581.9 (-0.51) (210.5) (262.83)

© Л. А. Димеева, Л. А. Кузнецов

ФЛОРА ПРИМОРСКОЙ ПОЛОСЫ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

L. A. DIMEYEVA, L. A. KUZNETSOV. FLORA OF THE ARAL SEASIDE BELT

По результатам изучения флоры приморской полосы Казахстанского побережья Аральского моря приведен список сосудистых растений (300 видов); осуществлен таксономический, биоморфологический, географический и сравнительно-флористический анализы видового состава; проведено сравнение с флорой Каракалпакского побережья Арала.

Ключевые слова: флора, приморская полоса, Аральское море.

Первые научные сведения о флоре Приаралья были даны И. Г. Борщовым (1865), исследовавшим северо-западное и юго-восточное побережья Аральского моря. В своем очерке о пустынной флоре Арало-Каспийского края он высказал предположение о молодости флоры пустынь Средней Азии и о современных формообразовательных процессах, идущих на этих территориях. С. М. Смирнов (1875) собрал большой гербарий с территории от г. Казалинска до южного побережья Аральского моря. По ботаническим сборам Л. С. Берга, сделанным в 1900—1902 гг. на островах и побережьях Арала, Д. И. Литвинов (1905) опубликовал список из 219 видов растений. Последующие ботанические исследования (Кнорринг-Неуструева, 1930; Гаель и др., 1950) дополнили представления о флоре Приаралья. Возобновление детальных флористических и геоботанических исследований на побережьях Аральского моря связано с катастрофическим снижением его уровня (Курочкина, 1979; Шербаев, 1982; Курочкина и др., 1983, 1984; Бахиев, 1987, 1988; Бахиев, Жалгасбаев, 1988; Макулбекова и др., 1990; Димеева, 1995, и др.).

Материал для статьи собран авторами на побережьях Аральского моря (в пределах Казахстана) и о-ва Барсакельмес в течение 1977—1994 гг. На экологических профилях Карабулак (вблизи колодца Карабулак), Баян (вблизи метеостанции Баян), Каскакулан (профиль через бывший о-в Каскакулан) и Босай (вблизи зимовки Босай) (рис. 1) проводились полустационарные исследования в 1981—1986 гг., последний выезд был в 1994 г. Исследованная территория относится к Северотуранской ботанико-географической провинции, Западно-северотуранской подпровинции и двум округам — Североприаральскому и Восточноприаральскому, расположенным в зоне средних пустынь (Рачковская, Сафронова, 1994; Карта..., 1995).

Флора приморской полосы Аральского моря (рис. 1) включает в себя виды, обнаруженные на территориях осушенного дна и древних террас моря (новоаральской и древнеаральской), сформировавшихся под воздействием трансгрессий и регрессий моря (Лымарев, 1967). Флористический список составлен на основе определения гербария по «Флоре Казахстана» (1956—1966), «Иллюстрированному определителю растений Казахстана» (1969—1972), «Определителю растений Средней Азии» (1972). В работе использованы монографии В. П. Бочанцева (1969), Н. Н. Цвелева (1976), У. П. Пратова (1986), Н. Ф. Русанова (1996).

В представленном далее списке сосудистых растений приморской полосы Аральского моря (в пределах Казахстана) названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1995), за исключением рода *Calligonum*; цифрами показаны пункты сбора (рис. 1):

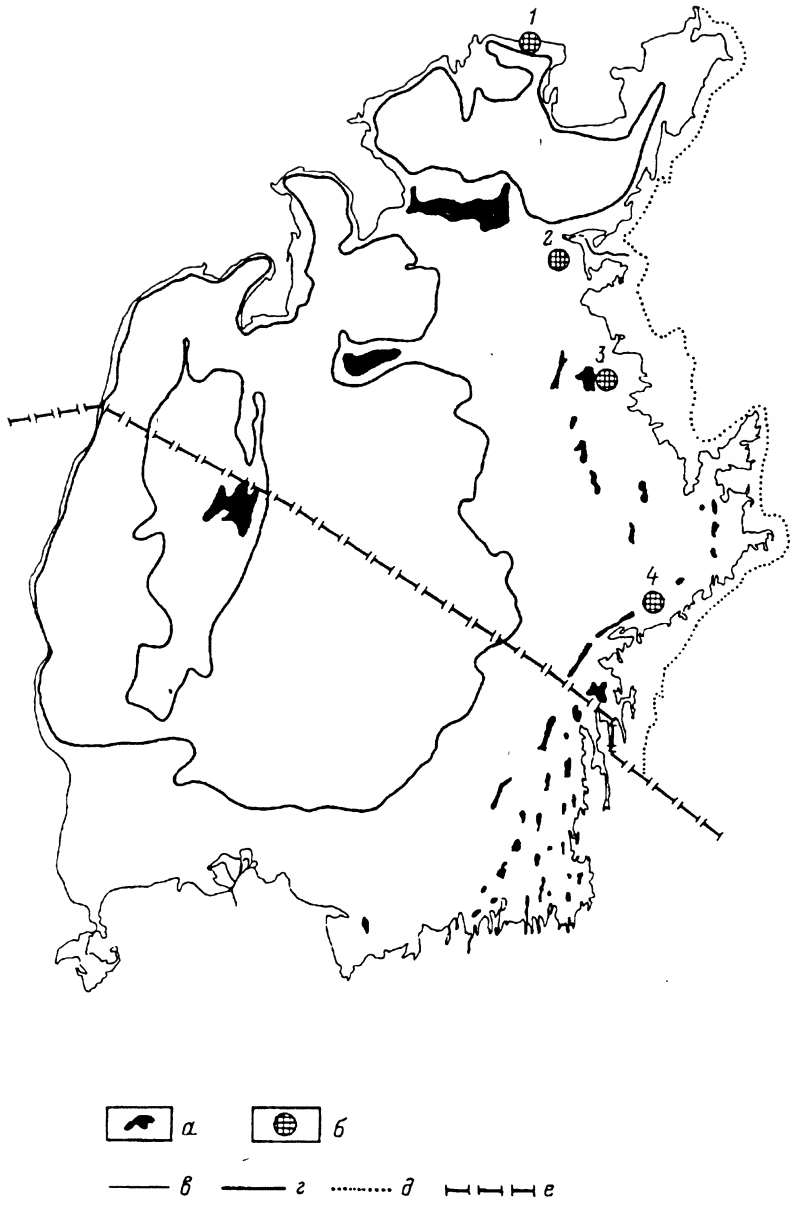


Рис. 1. Схема распространения флоры приморской полосы Приаралья (в пределах Казахстана).

а — бывшие острова, *б* — экологические створы (*1* — Карабулак, *2* — Баян, *3* — Каскакулан, *4* — Босай), *в* — граница коренного берега (53 м над ур. м.), *г* — граница акватории, *д* — граница древних аральских террас в пределах Казахстана (53—59 м над ур. м.), *е* — граница Казахстана и Узбекистана.

1 — Карабулак, *2* — Баян, *3* — Каскакулан, *4* — Босай, *5* — другие участки побережья.

Ephedraceae Dumort.: *Ephedra strobilaceae* Bunge — *5*; *E. lomatolepis* Schrenk — *4*; *E. distachya* L. — *4*, *5*; *E. intermedia* Schrenk et C. A. Mey. — *4*, *5*.

Typhaceae Juss.: *Typha angustifolia* L. — *2*, *5*.

Potamogetonaceae Dumort.: *Potamogeton perfoliatus* L. — *2*.

Zosteraceae Dumort.: *Zostera noltii* Hornem. — *1—5*.

Poaceae Barnhart: *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. — *5*; *A. fragile* (Roth) Gandargy — *3—5*; *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. ex Spach — *1—5*; *E. bonaepartis* (Spreng.) Nevski — *5*; *E. triticeum* (Gaertn.) Nevski — *2*, *3*, *5*; *Secale sylvestre* Host — *2*, *4*, *5*; *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. — *2*, *5*; *Hordeum leporinum* Link — *4*; *Anisantha tectorum* (L.) Nevski — *2—5*; *Calamagrostis dubia* Bunge — *2—5*; *Festuca pratensis* Huds. — *2*, *5*; *Poa bulbosa* L. — *4*, *5*; *P. annua* L. — *4*; *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. — *1*, *5*; *Stipa caspia* C. Koch — *3*, *4*; *S. hohenackerana* Trin. et Rupr. — *5*; *S. lessingiana* Trin. et Rupr. — *5*; *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. — *1—5*; *Schismus arabicus* Nees — *5*; *Stipagrostis pennata* (Trin.) de Winter — *2—5*; *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl. — *4*; *Crypsis schoenoides* (L.) Lam. — *5*.

Cyperaceae Juss.: *Cyperus glomeratus* L. — *4*; *Juncellus pannonicus* (Jacq.) Clarke — *5*; *Scirpus tabernaemontani* C. C. Gmel. — *5*; *S. kasachstanicus* Dobroch. — *2*; *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla — *2*, *5*; *Carex physodes* Bieb. — *5*.

Juncaceae Juss.: *Juncus ambiguus* Guss. — *2*; *J. gerardii* Loisel. — *2*, *5*.

Liliaceae Juss.: *Gagea reticulata* (Pall.) Schult. ex Schult. fil. — *5*; *Tulipa buhseana* Boiss. — *2*; *T. biflora* — *5*.

Alliaceae J. Agardh.: *Allium sabulosum* Stev. ex Bunge — *3*; *A. filidens* Regel — *5*; *A. schubertii* Zucc. — *3*, *5*; *A. caspium* (Pall.) Bieb. — *5*.

Asparagaceae Juss.: *Asparagus neglectus* Kar. et Kir. — *4*; *A. inderiensis* Blum ex Pacz. — *5*; *A. brachyphyllus* Turcz. — *2*, *4*, *5*; *A. persicus* Baker — *4*, *5*.

Iridaceae Juss.: *Iris tenuifolia* Pall. — *2*, *4*, *5*.

Polygonaceae Juss.: *Rumex marschallianus* Reichenb. — *2*, *5*; *Atraphaxis spinosa* L. — *3—5*; *A. replicata* Lam. — *5*; *Calligonum aphyllum* (Pall.) Guerke — *1—5*; *C. commune* (Litv.) Mattei — *5*; *C. crispatum* (Litv.) Mattei — *5*; *C. lamellatum* (Litv.) Mattei — *5*; *C. palibinii* Mattei — *5*; *C. humile* Litv. — *5*; *C. pseudohumile* Drob. — *5*; *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge — *3—5*; *C. borszczovii* Litv. — *5*; *C. undulatum* Litv. — *4*, *5*; *C. membranaceum* (Borszcz.) Litv. — *5*; *C. acanthopterum* Borszcz. — *5*; *C. cristatum* Pavl. — *5*; *C. dubjanskyi* Litv. — *4*, *5*; *C. androssovii* Litv. — *5*; *C. bubyrii* B. Fedtch. ex Pavl. — *5*; *C. macrocarpum* Borszcz. — *4*, *5*; *C. densum* Borszcz. — *4*, *5*; *C. columbrinum* Borszcz. — *4*, *5*; *C. erinaceum* Borszcz. — *4*, *5*; *C. squarrosum* Pavl. — *5*; *C. platyacanthum* Borszcz. — *5*; *C. muravljanskyi* Pavl. — *5*; *C. rotula* Borszcz. — *5*; *C. rubens* Mattei — *5*; *C. microcarpum* Borszcz. — *4*, *5*; *C. minimum* Lipsky — *5*; *C. elatum* Litv. — *5*; *C. caput-medusae* Schrenk — *4*, *5*; *C. cancellatum* Mattei — *5*; *Polygonum aviculare* L. — *2*, *5*; *P. arenarium* Waldst. et Kit. — *1*, *5*.

Chenopodiaceae Vent.: *Chenopodium foliosum* Aschers. — *4*; *C. glaucum* L. — *2*; *Halimione pedunculata* (L.) Aell. — *5*; *H. verrucifera* (Bieb.) Aell. — *5*; *Atritplex sagittata* Borkh. — *1*, *4*, *5*; *A. aucheri* Moq. — *4*; *A. micrantha* C. A. Mey. — *5*; *A. laevis* C. A. Mey. — *2*; *A. littoralis* L. — *2*; *A. patula* L. — *2*; *A. spaeromorpha* Iljin — *2—5*; *A. pungens* Trautv. — *5*; *A. tatarica* L. — *1—5*; *A. fominii* Iljin — *1—5*; *A. ornata* Iljin — *4*, *5*; *A. cana* C. A. Mey. — *1*, *5*; *Krascheninnikovia* ceratoides (L.) Gueldenst. — *3*, *5*; *Ceratocarpus arenarius* L. — *4*, *5*; *C. utriculosus* Bluk. — *2—5*; *Kirilowia eriantha* Bunge — *4*; *Londesia eriantha* Fisch. et Mey. — *4*; *Bassia hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze — *2*, *3*, *5*; *Kochia prostrata* (L.) Schrad. — *3—5*; *K. laniflora* (S. G. Gmel.) Borb. — *4*; *K. iranica* Bornm. — *4*, *5*; *K. odontoptera* Schrenk — *4*, *5*; *Corispermum orientale* Lam. — *4*, *5*; *C. aralo-caspicum* Iljin — *2*, *3*, *5*; *C. laxiflorum* Schrenk — *3—5*; *C. lehmannianum* Bunge — *4*; *C. hyssopifolium* L. — *2*, *5*; *Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq. — *4*, *5*; *A. lateriflorum* (Lam.) Moq. — *5*; *Kalidium foliatum* (Pall.) Moq. — *4*, *5*; *K. caspicum* (L.) Ung.-Sternb. — *1*, *3—5*; *Halostachys belangeriana* (Moq.) Botsch. — *1—5*; *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb. — *1—5*; *Salicornia europaea* L. — *1—5*; *Suaeda paradoxa* (Bunge) Bunge — *2*, *5*; *S. microphylla* Pall. — *2*, *3*, *5*; *S. altissima* (L.) Pall. — *2*, *4*; *S. linifolia* Pall. — *1*, *4*, *5*; *S. dendroides* (C. A. Mey.) Moq. — *5*; *S. arcuata* Bunge — *2*; *S. acuminata* (C. A. Mey.) Moq. — *1—5*; *S. confusa* Iljin — *2*, *3*, *5*; *S. physophora* Pall. — *1*, *5*; *S. salsa* (L.) Pall. — *2*, *3*; *S. corniculata* (C. A. Mey.) Bunge — *5*; *S. crassifolia* Pall. — *1—5*; *S. heterophylla* (Kar. et Kir.) Bunge — *1*; *Bienertia cycloptera* Bunge — *5*; *Salsola nitraria* Pall. —

1—5; *S. orientalis* S. G. Gmel. — *4*, *5*; *S. arbuscula* Pall. — *1*, *4*, *5*; *S. foliosa* (L.) Schrad. — *1*, *3—5*; *S. australis* R. Br. — *1*, *2*, *5*; *S. paulsenii* Litv. — *1—5*; *Climacoptera ferganica* (Drob.) Botcsh. — *2*, *5*; *C. affinis* (C. A. Mey.) Botsch. — *4*, *5*; *C. brachiata* (Pall.) Botsch. — *3—5*; *C. crassa* (Bieb.) Botsch. — *1*, *5*; *C. aralensis* (Iljin) Botsch. — *1—5*; *C. lanata* (Pall.) Botsch. — *1—5*; *Ofaiston monandrum* (Pall.) Moq. — *1*, *5*; *Halothamnus subaphyllus* (C. A. Mey.) Botsch. — *5*; *Horaninovia anomala* (C. A. Mey.) Moq. — *5*; *H. minor* Schrenk — *4*, *5*; *H. ulicina* Fisch. et Mey. — *2—5*; *Girgensohnia oppositiflora* (Pall.) Fenzl — *4*, *5*; *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth. ex Volkens — *5*; *A. aphylla* L. — *3—5*; *Haloxylon persicum* Bunge ex Buhse — *3—5*; *H. aphyllum* (Minkw.) Iljin — *3—5*; *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge — *3—5*; *P. sibirica* (Pall.) Bunge — *5*; *P. hirsutissima* (Bunge) Iljin — *1*, *5*; *P. squarrosa* (Schrenk) Bunge — *1*, *4*; *P. triandra* (Pall.) Simonk. — *1*, *2*, *4*, *5*; *Halimocnemis karelinii* Moq. — *5*; *H. sclerosperma* (Pall.) C. A. Mey. — *1*, *4*, *5*; *H. longifolia* Bunge — *4*.

Caryophyllaceae Juss.: *Gypsophila perfoliata* L. — *2*, *4*, *5*; *G. kraschenninnikovii* Schischk. — *4*; *G. paniculata* L. — *5*; *Acanthophyllum pungens* (Bunge) Boiss. — *4*, *5*.

Ranunculaceae Juss.: *Consolida camptocarpa* (Fisch. et Mey.) Nevski — *5*; *Ceratocephala testiculata* (Cranz) Bess. — *4*, *5*.

Hypecoaceae Nakai: *Hypecoum parviflorum* Kar. et Kir. — *4*, *5*; *H. pendulum* L. — *4*, *5*.

Papaveraceae Juss.: *Roemeria refracta* DC. — *4*; *R. hybrida* (L.) DC. — *4*, *5*.

Brassicaceae Burnett.: *Descurainia sophia* (L.) Webb. ex Prantl — *1—5*; *Syrenia montana* (Pall.) Klok. — *2*, *5*; *Isatis violascens* Bunge — *2*, *5*; *Pachypterigium multicaule* (Kar. et Kir.) Bunge — *3*; *Goldbachia laevigata* (Bieb.) DC. — *1*; *Strigosella africana* (L.) Botsch. — *1—5*; *S. scorpioides* (Bunge) Botsch. — *4*, *5*; *S. circinata* (Bunge) Botsch. — *1—5*; *Tetracme quadricornis* (Steph.) Bunge — *2*, *4*, *5*; *Berteroa incana* (L.) DC. — *2*; *Alyssum turkestanicum* Regel et Schmalh. — *2*, *4*, *5*; *Meniocus linifolius* (Steph.) DC. — *4*, *5*; *Crambe edentula* Fisch. et Mey. ex Korsh. — *4*; *Lepidium latifolium* L. — *2*, *4*, *5*; *L. obtusum* Basin. — *4*; *L. ferganense* Korsh. — *5*; *L. amplexicaule* Willd. — *4*; *L. perfoliatum* L. — *1—5*.

Rosaceae Juss.: *Potentilla supina* L. — *2*; *Rosa persica* Michx. ex Juss. — *5*.

Fabaceae Lindl.: *Pseudosophora alopecuroides* (L.) Sweet — *5*; *Ammodendron conollyi* Bunge — *4*, *5*; *A. bifolium* (Pall.) Yakovl. — *2*, *4*, *5*; *Trigonella arcuata* C. A. Mey. — *3—5*; *T. orthoceras* Kar. et Kir. — *2—4*; *Eremosparton aphyllum* (Pall.) Fisch. et Mey. — *2—5*; *Sphaerophysa salsula* (Pall.) DC. — *2*, *5*; *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss. — *2*, *5*; *Astragalus amygdalinus* Bunge — *2*, *3*, *5*; *A. harpilobus* Kar. et Kir. — *4*; *A. vulpinus* Willd. — *1*; *A. lehmannianus* Bunge — *2—5*; *A. turczaninowii* Kar. et Kir. — *2—4*; *A. amarus* Pall. — *2*, *5*; *A. dolichophyllus* Pall. — *5*; *A. scabrisetus* Bong. — *2*, *3*; *A. brachypus* Schrenk — *2—5*; *Glycyrrhiza aspera* Pall. — *4*; *Alhagi pseudalhagi* (Bieb.) Fisch. — *3—5*.

Geraniaceae Juss.: *Erodium oxyrhynchum* Bieb. — *4*, *5*.

Peganaceae Tiegh.: *Peganum harmala* L. — *1—5*.

Zygophyllaceae R. Br.: *Zygophyllum fabago* L. — *5*; *Z. oxianum* Boriss. — *2*, *5*; *Z. brachypterum* Kar. et Kir. — *5*.

Nitrariaceae Lindl.: *Nitraria schoberi* L. — *1—5*.

Rutaceae Juss.: *Haplophyllum perforatum* Kar. et Kir. — *4*; *H. obtusifolium* (Ledeb.) Ledeb. — *5*.

Euphorbiaceae Juss.: *Euphorbia seguieriana* Neck. — *5*.

Tamaricaceae Link.: *Tamarix elongata* Ledeb. — *1—5*; *T. laxa* Willd. — *1—5*; *T. litwinowii* Gorschk. — *2*; *T. hohenackeri* Bunge — *2*, *5*; *T. hispida* Willd. — *1—5*; *T. aralensis* Bunge — *5*; *T. leptostachys* Bunge — *5*; *T. ramosissima* Ledeb. — *1—5*; *T. karelinii* Bunge — *5*.

Frankeniaceae S. F. Gray: *Frankenia hirsuta* L. — *1—5*.

Elaeagnaceae Juss.: *Elaeagnus oxycarpa* Schlecht. — *2*, *5*.

Apiaceae Lindl.: *Ferula karelinii* Bunge — *2*, *5*.

Limoniaceae Lincz.: *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze — *1*, *4*, *5*; *L. caspium* (Willd.) Gams — *1*, *2*, *5*; *L. otolepis* (Schrenk) Kuntze — *1*, *2*, *4*, *5*; *L. suffruticosum* (L.) O. Kuntze — *1*, *5*.

Asclepiadaceae R. Br.: *Cynanchum sibiricum* Willd. — *2*, *4*, *5*.

Convolvulaceae Juss.: *Calystegia hederaceae* Wall. — *4*; *Convolvulus erinaceus* Ledeb. — *3—5*; *C. subsericeus* Schrenk — *2—5*; *C. arvensis* L. — *3*, *5*.

Boraginaceae Juss.: *Argusia sibirica* (L.) Dandy — *2*; *Heliotropium dasycarpum* Ledeb. — *4*, *5*; *H. argusioides* Kar. et Kir. — *4*, *5*; *Suchtelenia calycina* (C. A. Mey.) A. DC. — *1*; *Lappula spinocarpos* (Forssk.) Ashers. ex O. Kuntze — *4*; *L. microcarpa* (Ledeb.) Guerke — *2*; *L. semiglabra* (Ledeb.) Guerke — *1—5*; *Heterocaryum subsessile* Vatke — *4*; *Nonnea caspica* (Willd.) G. Don. fil. — *4*, *5*; *N. pulla* DC. — *4*, *5*.

Lamiaceae Lindl.: *Drepanocaryum sewerzowii* (Regel) Pojark. — *4*; *Lagochilus acutilobus* (Ledeb.) Fisch. et Mey. — *5*.

Solanaceae Juss.: *Lycium ruthenicum* Murr. — *2*, *4*, *5*; *Hyoscyamus pusillus* L. — *1—5*.

Scrophulariaceae Juss.: *Linaria dolichocarpa* Klok. — *2*, *5*.

Orobanchaceae Vent.: *Orobanche cernua* Loefl. — *4*, *5*.

Plantaginaceae Juss.: *Plantago minuta* Pall. — *5*.

Asteraceae Dumort.: *Tripolium vulgare* Nees — *1—3*, *5*; *Karelinia caspia* (Pall.) Less. — *1*, *2*, *4*, *5*; *Helichrysum arenarium* (L.) Moench — *5*; *Inula germanica* L. — *2*; *Tanacetum achilleifolium* (Bieb.) Sch. Bip. — *5*; *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit. — *4*, *5*; *A. arenaria* DC. — *2*, *4*, *5*; *A. tomentella* Trautv. — *5*; *A. santolina* Schrenk — *5*; *A. semiarida* (Krasch. et Lavr.) Filat. — *5*; *A. scopiformis* Ledeb. — *1*, *5*; *A. terrae-albae* Krasch. — *3—5*; *A. pauciflora* Web. — *1*; *Mausolea eriocarpa* (Bunge) Poljak. — *5*; *Senecio noeanus* Rupr. — *1—5*; *Echinops meyeri* (D. C.) Iljin — *4*, *5*; *Acantholepis orientalis* Less. — *4*, *5*; *Cousinia affinis* Schrenk — *2*, *4*, *5*; *Jurinea adenocarpa* Schrenk — *5*; *Cirsium arvense* (L.) Scop. — *2*; *Acroptilon australe* Iljin — *4*; *Hyalea pulchella* (Ledeb.) C. Koch. — *2*, *4*, *5*; *Centaurea squarrosa* Willd. — *2*; *C. depressa* Bieb. — *5*; *Chartolepis intermedia* Boiss. — *1*; *Koelpinia linearis* Pall. — *3*, *5*; *Scorzonera pusilla* Pall. — *2*; *Epilasia hemilasia* (Bunge) Clarke — *5*; *Tragopogon sabulosus* Krasch. et Nikit. — *2*, *5*; *T. ruber* S. G. Gmel. — *5*; *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey. — *2*, *4*, *5*; *L. serriola* L. — *2*, *4*, *5*; *Taraxacum bessarabicum* (Hornem) Hand.-Mazz. — *2*; *Chondrilla brevirostris* Fisch. et Mey. — *2*, *5*; *C. ambigua* Fisch. ex Kar. et Kir. — *4*, *5*; *Crepis tectorum* L. — *2*.

Всего во флористическом составе побережий и осушенного дна Аральского моря в исследованном районе отмечено 300 видов высших растений, относящихся к 40 семействам и 143 родам (1.3 % — голосеменные, 15.3 % — однодольные, 83.4 % — двудольные). Список ведущих семейств показан в табл. 1. В Родовом спектре отмечены следующие наиболее крупные роды: *Calligonum* (30 видов), *Suaeda* (13), *Atriplex* (12), *Tamarix* (9), *Astragalus* (9), *Artemisia* (8), *Salsola* (6), *Climacoptera* (6).

Из полного флористического списка общими для коренного берега (новоаральская и древнеаральская террасы) и осушенного дна являются 150 видов (50 %), только на коренном берегу представлено 138 видов (46 %), на осушенном дне отмечено 12 видов растений, не обнаруженных на близлежащих прибрежных участках. Таким образом, при освоении растительностью осушенного дна основное флористическое разнообразие черпается из близлежащей флоры коренного берега (96 %). Возможен и перенос диаспор галофильной флоры морской водой с более отдаленных участков побережья. Для сравнительного анализа казахстанского и каракалпакского побережий Аральского моря использован список растений юго-восточного побережья Арала (Шербаев, 1982), который включает 237 видов. Общих с казахстанским побережьем оказалось 126 видов. Флористическое сходство определялось по формуле Съеренсена: $K = 2S_{ab}/S_a + S_b$, где a и b — количество видов в сравниваемых районах, ab — количество общих видов. Коэффициент сходства флор равен 0.47. Это свидетельст-

ТАБЛИЦА 1

Спектр ведущих семейств во флоре приморской полосы Аральского моря

Семейство	Число видов	Доля от общего числа видов во флоре, %	Число родов	Доля от общего числа родов во флоре, %
Chenopodiaceae	83	27.7	27	18.9
Asteraceae	36	12.0	25	17.5
Polygonaceae	35	11.7	4	2.8
Poaceae	23	7.7	16	11.2
Fabaceae	19	6.3	9	6.3
Brassicaceae	18	6.0	12	8.4
Boraginaceae	10	3.3	6	4.2
Tamaricaceae	9	3.0	1	0.7
Cyperaceae	6	2.0	5	3.5
Всего	239	79.7	105	73.5

вует о различиях исследованных флор и должно быть учтено при флористическом и ботанико-географическом районированиях.

Биоморфологическая структура флоры состоит из следующих групп жизненных форм: деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники, полукустарнички, травянистые многолетники, травянистые двулетники и однолетники (табл. 2). Группы жизненных форм были определены по И. Г. Серебрякову (1962), Б. А. Быкову (1960—1965), Н. Т. Нечаевой с соавт. (1973), Л. Я. Курочкиной (1978). В спектре жизненных форм преобладают травянистые формы: однолетники (120 видов, 42.1 %) и травянистые многолетники (91 вид, 32 %).

Среди деревьев 3 доминантных вида — *Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*,[1] *Ammodendron conollyi*. Основные доминантные виды среди кустарников — *Calligonum aphyllum*, *Halostachys belangeriana*, *Eremosparton aphyllum*, *Astragalus brachypus*, *Nitraria schoberi*, *Tamarix hispida*, *T. laxa*, *T. ramosissima*, *T. elongata*, *Lycium ruthenicum*, *Ammodendron bifolium*. Среди кустарничков доминирует только *Ephedra distachya*. Среди полукустарников доминантами и содоминантами являются 6 видов — *Kraschenínnikovia ceratoides*, *Kalidium caspicum*, *K. foliatum*, *Suaeda physophora*, *Limonium suffruticosum*, *Convolvulus subsericeus*; локально доминируют *Mausolea eriocarpa* и *Anabasis aphylla*. Среди полукустарничков 4 ценозообразователя — *Kochia prostrata*, *Halocnemum strobilaceum*, *Artemisia terrae-albae*, *A. arenaria*; местами доминируют *Anabasis salsa*, *Artemisia pauciflora*, *A. semiarida*. В обширной группе травянистых многолетников представлено только 13 доминантных и содоминантных видов: *Agropyron fragile*, *Leymus racemosus*, *Stipa caspia*, *Phragmites australis*, *Stipagrostis pennata*, *Aeluropus littoralis*, *Carex physodes*, *Gypsophila perfoliata*, *Alhagi pseudalhagi*, *Frankenia hirsuta*, *Zygophyllum oxianum*, *Limonium caspium*, *Karelinia caspia*; локально доминируют виды-индикаторы перевыпаса и антропогенного опустынивания: *Peganum harmala*, *Euphorbia seguieriana*. В группе травянистых двулетников (*Syrenia montana*, *Artemisia scoparia*, *Tragopogon sabulosus*) доминантов нет. Преобладающая по числу видов (120) группа однолетников — преимущественно ассектаторная. Только 13 видов длительной вегетации занимают доминантное положение, наиболее важные ценозообразователи — *Tripolium vulgare*, *Atriplex fominii*, *Salicornia europaea*, *Suaeda acuminata*, *S. crassifolia*, *Climacoptera aralensis*, *C. lanata*, *Petrosimonia triandra*.

Экологические группы видов (экоморфы по А. Л. Бельгардту, 1950) обусловлены отношением видов к различным категориям экологических факторов (климату,

[1] *Haloxylon persicum* относят к биоморфе дерева И. Г. Серебряков (1962) и Р. Д. Мельникова (1973).

водному режиму, минеральному, механическому составу почв и др.). По отношению к влажности местообитания выделены следующие группы видов: ксерофиты (17 %), мезофиты (10 %), мезоксерофиты (36 %), ксеромезофиты (34 %), гидрофиты (1.6 %) и гигрофиты (1.4 %).

Особое место во флоре приморской полосы занимают галофильные виды (114 видов, 38 %), из них 10 видов мы относим к факультативным галофитам (в понимании А. А. Шахова (1956)). Представитель сем. *Chenopodiaceae* преобладает по числу видов (62; 54.4 %). В табл. 3 приводится список ведущих галофильных семейств во флорах приморской полосы Арала и других регионов. Наибольшее число галофитов в семействах *Chenopodiaceae*, *Asteraceae*, *Poaceae*. В сем. *Chenopodiaceae* наиболее высок процент солеустойчивых видов: 312 видов (21 %) и 44 рода (44 %) (Flowers et al., 1986). Представленные в табл. 3 регионы имеют индивидуальные особенности. На побережье Арала значительную роль среди галофитов играют представители сем. *Tamaricaceae*, в Средней Азии — *Brassicaceae*, а в Европе — *Plumbaginaceae*, что обусловлено климатическими и ботанико-географическими факторами.

ТАБЛИЦА 2

Состав жизненных форм растений приморской полосы Аральского моря

Жизненная форма	Число видов	
	всего	доминантов и содоминантов
Деревья	4/ 1.4	3
Кустарники	50/16.7	25
Кустарнички	4/ 1.4	1
Полукустарники	13/ 4.6	6
Полукустарнички	15/ 5.3	4
Травянистые многолетники	91/31.9	13
В том числе:		
однодольные	34/11.9	7
двудольные	56/19.6	6
эфемероидные	16/ 5.6	—
паразитические	1/ 0.4	—
Травянистые двулетники	3/ 1.1	—
Однолетники	120/42.1	13
В том числе:		
длительной вегетации	74/26.0	13
эфемеровые	46/16.1	—

Примечание. В числителе — абсолютное число видов, в знаменателе — доля от общего числа видов приморской полосы, %.

Экоморфологическая структура галофильной флоры отражена в табл. 4. Наибольшее число видов относится к галоксеромезофитам (42 вида), к ним относятся *Aeluropus littoralis*, *A. repens*, *Atriplex sagittata*, *A. fominii*, *A. laevis*, *A. littoralis*, *A. patula*, *A. micrantha*; однолетние виды *Suaeda*, *Climacoptera*; *Bienertia cycloptera*, *Salsola foliosa*, *Gypsophila perfoliata*, *Lepidium obtusum*, *L. amplexicaule*, *Halimodendron halodendron*, *Elaeagnus oxycarpa*, *Chartolepis intermedia* и др. К галомезоксерофитам (38 видов) относятся виды родов *Tamarix*, *Kalidium*, *Halimione*, а также *Puccinellia distans*, *Atriplex pungens*, *A. ornata*, *Bassia hyssopifolia*, *Halostachys belangeriana*, *Halocnemum strobilaceum*, *Salsola nitraria*, *Climacoptera affinis*, *C. brachiata*, *Ofaiston monandrum*, *Petrosimonia brachiata*, *P. triandra*, *Artemisia santolina* и др. Галоксерофиты (19 видов) — *Atriplex cana*, *Suaeda physophora*, *S. microphylla*, *Salsola arbuscula*, *Anabasis salsa*, *Petrosimonia sibirica*, *P. hirsutissima*, *P. squarrosa*, *Halimocnemis karelinii*, *Artemisia pauciflora* и др. Галомезофиты представлены 12 видами — *Juncus gerardii*, *J. ambiguus*, *Rumex marschallianus*, *Polygonum aviculare*, *Salicornia europaea*, *Lepidium latifolium*, *Limonium gmelinii*, *Argusia sibirica*, *Tripolium vulgare*, *Inula germanica*, *Senecio noeanus* и др. В группах галогигрофитов, галомезогигрофитов и галогидрофитов по одному виду — *Bolboschoenus maritimus*, *Phragmites australis* и *Zostera noltii* соответственно.

По механизму адаптации к условиям засоления галофиты делятся на эугалофиты, криногалофиты и псевдогалофиты (Шахов, 1956; Горышина, 1979; Breckle, 1982, 1986, 1995). К эугалофитам относятся 48 видов, это суккулентные растения, накапливающие соли в тканях листьев и стеблей. К ним относятся виды *Salsola*, *Climacoptera*, *Suaeda*, *Nitraria* и др. Криногалофиты (рекретогалофиты по: Breckle, 1986, 1995) представлены 32 видами, это растения, выделяющие соли специальными железками (виды *Tamarix*, *Frankenia*, *Limonium*) или накапливающие их в пузыревидных волос-

ТАБЛИЦА 3

Спектр ведущих галофильных семейств во флоре разных регионов

Семейство	Регион, источник				
	Приморская полоса Арала (Казахстан)	Средняя Азия и Казахстан (Быков, 1981)	Средняя Азия (Акжигитова, 1982)	Иран	Европа
				(Breckle, 1986)	
Chenopodiaceae	54.4	49.0	26.3	28.3	22.4
Asteraceae	8.8	7.7	15.8	7.1	5.3
Tamaricaceae	7.9	3.5	2.5	4.2	—
Poaceae	5.3	8.0	9.3	14.1	14.2
Limoniaceae (*Plumbaginaceae*)	3.5	4.1	2.8	5.7	23.1
Brassicaceae	2.9	3.5	8.5	4.5	4.6
Polygonaceae	2.6	—	3.7	4.0	—
Zygophyllaceae	1.8	4.5	3.0	4.0	1.0
Caryophyllaceae	1.8	—	3.4	2.8	4.6
Fabaceae	1.8	—	7.3	2.8	2.0
Всего видов галофитов	114	312	710	354	303

Примечание. Указана доля семейства от общего числа видов-галофитов флоры данного региона, %.

ках (виды *Atriplex*, *Chenopodium*, *Halimione*). Псевдогалофитов, или гликогалофитов, 34 вида. Эта группа несет черты как галофитов, так и гликофитов (виды *Juncus*, *Zygophyllum*, *Peganum* и др.). К ней относятся также факультативные галофиты (*Phragmites australis*, *Lycium ruthenicum*, *Atraphaxis spinosa* и др.) и виды *Artemisia*, корни которых непроницаемы для солей.

Псаммофильные виды составляют 29 % (87 видов) приморской флоры. Приспособленные к подвижному субстрату, псаммофиты по-разному относятся к условиям увлажненности местообитания. К псаммомезоксерофитам принадлежат 58 видов: это виды родов *Calligonum*, *Ammodendron*, однолетние представители *Kochia*, *Corispermum*, а также *Salsola paulsenii*, *Eremosparton aphyllum*, *Astragalus brachypus*, *Artemisia arenaria* и др. Псаммомезоксерофильных видов 13 (*Secale sylvestre*, *Leymus racemosus*, *Carex physodes*, виды родов *Heliotropium*, *Tragopogon* и др.). Псаммоксерофитов 12 видов — *Ephedra strobilaceae*, *Stipa hohenackerana*, *Ceratocarpus arenarius*, *Haloxylon persicum*, *Astragalus amigdalinus*, виды родов *Agriophyllum*, *Horaninovia* и др.

ТАБЛИЦА 4

Экологические группы галофитов приморской полосы Аральского моря

Экологическая группа	Число видов	Доля, %	
		от общего числа видов приморской полосы	от общего числа галофитов
Галоксеромезофиты	42	14	36.8
Галомезоксерофиты	38	12.7	33.3
Галоксерофиты	19	6.3	16.7
Галомезофиты	12	4	10.5
Галогигрофиты	1	0.3	0.9
Галогидрофиты	1	0.3	0.9
Галомезогигрофиты	1	0.3	0.9

ТАБЛИЦА 5

Распределение видов флоры приморской полосы Аральского моря по типам ареалов

№	Тип ареала	Число видов	% от общего числа видов флоры
1	Космополитный	5	1.6
2	Голарктический	8	2.6
3	Палеарктический	31	10.3
4	Восточнопалеарктический	5	1.7
5	Южнопалеарктический	5	1.7
6	Средиземный	37	12.3
7	Западносредиземный	4	1.3
8	Центральносредиземный	3	1.0
9	Восточносредиземный	31	10.3
10	Южносредиземный	1	0.3
11	Ирано-туранский	26	8.7
12	Кавказско-ирано-туранский	2	0.7
13	Ирано-турано-центральноазиатский	12	4.0
14	Туранский	47	15.7
15	Европейско-туранский	4	1.3
16	Южноевропейско-туранский	9	3.0
17	Кавказско-туранский и кавказско-северотуранский	4	1.3
18	Центральноазиатско-туранский и турано-центральноазиатский	10	3.3
19	Северотуранский	9	3.0
20	Евросибирско-северотуранский	1	0.3
21	Европейско-северотуранский	6	2.0
22	Южноевропейско-северотуранский	2	0.7
23	Северотуранско-центральноазиатский	2	0.7
24	Джунгаро-северотуранский и северотуранско-джунгарский	2	0.7
25	Турано-джунгарский	11	3.7
26	Ирано-турано-джунгарский	2	0.7
27	Арало-каспийский	5	1.7
28	Эндемичный казахстанский	18	6.0
	в том числе арало-каспийский	2	0.7

К псаммомезофитам относятся эфемеры *Anisantha tectorum*, *Hypecoum pendulum*, *H. parviflorum*.

Географический анализ флоры проведен на основании литературных сведений о географическом распространении видов (Флора Казахстана, 1956—1966; Лавренко, 1962, 1965; Карамышева, Рачковская, 1973; Цвелев, 1976; Курочкина, 1978; Пратов, 1986; Рачковская, 1986, 1989; Бахиев, 1987). При анализе учитывались границы ботанико-географического районирования Древнего Средиземья (Лавренко, 1962, 1965), провинциальное деление Казахстана Б. А. Быкова (1975) и рубежи между Ирано-Туранской и Центральноазиатской ботанико-географическими подобластями Е. И. Рачковской (1989).

Типы ареалов неравнозначны по объему; виды, отнесенные к одному ареалу, не характеризуются полным совпадением географического распространения. Выделено 28 типов ареалов (табл. 5).

1. Космополитные виды (всего 5) встречаются во многих гумидных и аридных областях северного и южного полушарий. К ним относятся *Potamogeton perfoliatus, Phragmites australis, Bolboschoenus maritimus, Salicornia europaea, Convolvulus arvensis.*

2. Голарктические виды (8) — *Typha angustifolia, Zostera noltii, Poa bulbosa, P. annua, Chenopodium glaucum, Atriplex patula, Descurainia sophia, Potentilla supina.* Область распространения — Голарктическое царство флоры.

3—5. Группа палеарктических видов (41; 13.7 %). Распространены в умеренных и субтропических областях Голарктики. Группа объединяет виды с широкой экологией: *Calamagrostis dubia, Festuca pratensis, Puccinellia distans, Atriplex sagittata, A. micrantha, Lactuca tatarica, L. serriola* и др.

6—10. Средиземная группа ареалов (76; 25.3 %). Собственно средиземные виды распространены в южной части Палеарктики (область Древнего Средиземья в понимании М. Г. Попова (1927)). Более узкий ареал имеют западносредиземные, южносредиземные, центральносредиземные виды, отмеченные в небольшом количестве. Значительно большим числом представлен восточносредиземный тип ареала, распространенный в степях Казахстана и Монголии, пустынях Турана, Гоби, в горах Средней и Центральной Азии (Рачковская, 1986). Среди собственно средиземных видов — *Ephedra strobilacea, Aeluropus littoralis, A. repens, Atraphaxis replicata, Atriplex tatarica, Peganum harmala, Zygophyllum fabago, Nitraria schoberi, Tamarix laxa, T. litwinowii, T. ramosissima* и др. Западносредиземные виды (4) — *Ephedra distachya, Eremopyrum bonaepartis, E. orientale, Anisantha tectorum.* Центральносредиземные виды (3) — *Atraphaxis spinosa, Halocnemum strobilaceum, Limonium suffruticosum.* Восточносредиземные виды (31) — *Agropyron desertorum, A. fragile, Stipa caspia, S. lessingiana, Atriplex laevis, Kalidium foliatum, Suaeda acuminata, S. corniculata, S. heterophylla, Salsola foliosa, Climacoptera crassa, C. lanata* и др. Южносредиземные виды — *Ephedra intermedia.*

11. Ирано-туранские виды (26). Распространены в пределах Ирано-Туранской провинции Древнего Средиземья. К ним относятся: *Stipagrostis pennata, Carex physodes, Allium schubertii, Atriplex aucheri, Suaeda microphylla, S. arcuata, S. crassifolia, S. dendroides, S. physophora, Haloxylon aphyllum, H. persicum, Mausolea eriocarpa* и др.

12. Кавказско-ирано-туранские виды (2). Ареал охватывает районы Кавказа и Ирано-Туранской провинции, виды — *Strigosella scorpioides, Acantholepis orientalis.*

13. Ирано-турано-центральноазиатские виды (12). Тип ареала близок к средиземному (Курочкина, 1978), к нему относятся *Halostachys belangeriana, Salsola nitraria, S. orientalis, S. arbuscula, Strigosella circinata, Tamarix hohenackeri, T. hispida, T. aralensis* и др.

14. Туранские виды (47). Область распространения охватывает южные и северные пустыни Турана. Одна из многочисленных групп, в ее состав входят *Callogonum rotula, C. rubens, Atriplex ornata, Suaeda paradoxa, Anabasis eriopoda, Halimocnemis karelinii, H. longifolia, Ammodendron conollyi* и др.

15. Европейско-туранские виды (4) — *Secale sylvestre, Asparagus inderiensis, Rumex marschallianus, Eremosparton aphyllum.*

16. Южноевропейско-туранские виды (9) — *Eremopyrum triticeum, Calligonum aphyllum, Suaeda linifolia, Halimocnemis sclerosperma* и др.

17. Кавказско-туранские и кавказско-северотуранские виды (4) — *Stipa hohenackerana, Astragalus lehmannianus, Suaeda confusa, Petrosimonia squarrosa.*

18. Центральноазиатско-туранские и турано-центральноазиатские виды (10) не заходят в Иран. Среди них *Kirilowia eriantha, Kochia odontoptera, Salsola paulsenii, Tamarix leptostachys.*

19. Северотуранские виды (9) — *Climacoptera aralensis, Elaeagnus oxycarpa, Artemisia tomentella, A. pauciflora, Chondrilla brevirostris, Calligonum leucocladum* и др.

20. Евросибирско-северотуранские виды (1) — *Petrosimonia triandra.*

21. Европейско-северотуранские виды (6) — *Leymus racemosus, Astragalus vulpinus, A. dolichophyllus, Limonium caspium, Inula germanica, Tragopogon ruber.*

22. Южноевропейско-северотуранские виды (2) — *Atriplex sphaeromorpha, Corispermum hyssopifolium.*

23. Северотуранско-центральноазиатские виды (2) — *Horaninovia minor, Zygophyllum brachypterum.*

24. Джунгаро-северотуранские и северотуранско-джунгарские виды (2) — *Artemisia terrae-albae, Tragopogon sabulosus.*

25. Турано-джунгарские виды (11) — *Ephedra lomatolepis, Asparagus persicus, Calligonum caput-medusae, Kalidium caspicum* и др.

26. Ирано-турано-джунгарские виды (2) — *Climacoptera ferganica, Lappula microcarpa.*

27. Арало-каспийские виды (5). К ним относятся *Atriplex fominii, Corispermum aralo-caspicum, C. laxiflorum, Suaeda salsa, Gipsophila krascheninnikovii.*

28. Эндемичные виды (18) распространены только в Казахстане: *Scirpus kasachstanicus, Atriplex pungens, Petrosimonia hirsutissima, Astragalus brachypus, Linaria dolichocarpa, Artemisia semiarida, A. scopiformis, Jurinea adenocarpa, Calligonum crispatum, C. lamellatum, C. palibinii, C. pseudohumile, C. humile, C. androssovii, C. columbrinum, C. erinaceum.* Виды, встречающиеся только в Арало-Каспийской пустынной провинции (Быков, 1975): *Corispermum laxiflorum, Gipsophila krascheninnikovii.*

Анализ ареалов показал, что наиболее представленная группа видов так или иначе связана с территорией Древнего Средиземья, с его восточной частью. К группе со средиземным типом ареала относятся 76 видов. Туранский тип ареала состоит из 47 видов, палеарктических видов — 41. Автохтонные арало-каспийские виды составляют всего 1.7 % приморской флоры, эндемики Казахстана представлены 18 видами

ТАБЛИЦА 6

Сравнение локальных флор по относительной специфичности состава

Показатель специфичности состава	Локальные флоры			
	Карабулак	Баян	Каскакулан	Босай
Всего видов	60	115	72	145
Доля от сводного списка ЛФ (227), %	26.4	50.7	31.7	64.3
Доля от флоры приморской полосы (300), %	20.0	39.7	24.0	49.7
В том числе:				
общие	28 (46.7)	28 (24.3)	28 (38.9)	28 (19.2)
необщие	32	87	44	118
В том числе:				
общие с ЛФ Карабулака		7	3	12
» с ЛФ Баяна	7		21	32
» с ЛФ Каскакулана	3	21		27
» с ЛФ Босая	12	32	27	
Срецифические виды среди ЛФ	14 (23.3)	41 (35.7)	7 (9.7)	62 (42.5)
Срецифические виды для всего побережья	6 (10)	18 (15.7)	2 (22.8)	24 (16.1)

Примечание. В скобках — доля от числа видов локальной флоры, %.

(6 %). Таким образом, флора приморской полосы Арала является молодой аллохтонной, находящейся на стадии становления. Преобладают средиземные, туранские, палеарктические элементы флоры. Автохтонные виды отмечены в небольшом числе.

Для сравнительно-флористических исследований на приморской полосе Арала мы использовали понятие «локальная флора» (Шеляг-Сосонко, 1980) — проба флористической ситуации выборочно закладываемого участка, или флора географического пункта по Б. А. Юрцеву (1975). Методика локальных флор совпадает с методикой выявления конкретных флор (Толмачев, 1931, 1941; Ребристая и др., 1989, и др.).

Флоры экологических створов Карабулак, Баян, Каскакулан, Босай (≈ 50 км^2) приняты за соответствующие локальные флоры (ЛФ) (рис. 1), в видовой список которых вошли виды осушенного дна и коренного берега в пределах всего экологического разнообразия растительных ассоциаций. В 4 локальных флорах найдено 227 таксонов, что составляет 75.7 % всей приморской флоры (табл. 6). По видовому богатству локальные флоры образуют следующий нисходящий ряд: Босай — 146 видов, Баян — 115, Каскакулан — 72, Карабулак — 60. Попарное сравнение 4 локальных флор проводили по формулам Съеренсена—Чекановского и Симпсона (Юрцев, Семкин, 1980). Мера сходства Съеренсена—Чекановского невелика (38—53 %) (табл. 7), что указывает на флористическое разнообразие Приаралья. Мера включения Симпсона — 52—76 %. На основе меры включения Симпсона построены граф матриц включения (рис. 2, *А*) и дендрограмма максимального сходства (рис. 2, *Б*) по методу усредненного среднего арифметического связывания (Айвазян и др., 1974). На дендрограмме видно, что все флоры составляют 2 группы: Карабулак — Баян, Каскакулан — Босай. Максимальное сходство имеют флоры Каскакулана и Босая (76 %).

Каждая локальная флора имеет специфические виды не только среди сводного списка ЛФ, но и на всем побережье. Во флоре Карабулака выявлено 6 специфических видов приморской флоры: *Suaeda heterophylla*, *Goldbachia laevigata*, *Astragalus vulpinus*, *Suchtelenia calycina*, *Chartolepis intermedius*, которые обязаны своим распространением своеобразной гипсофильной флоре останцов, и *Artemisia pauciflora* — элемент коренной растительности плато.

Специфика ЛФ Баян связана с близостью дельты Сырдарьи: *Potamogeton perfoliatus*, *Scirpus kasachstanicus*, *Juncus ambiguus*, *Chenopodium glaucum*, *Atriplex laevis*,

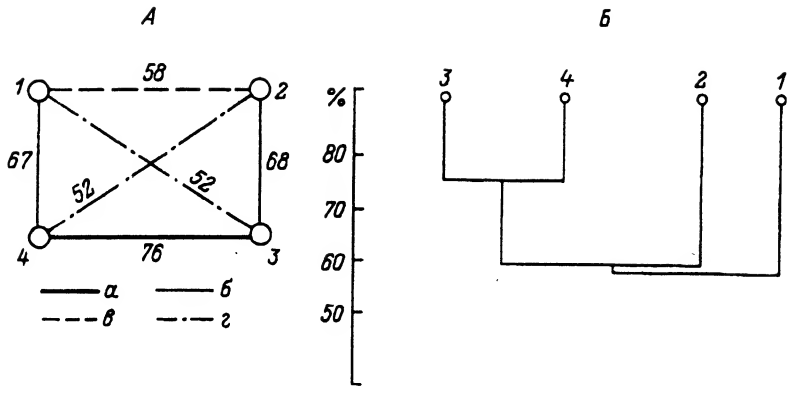


Рис. 2. Сравнение 4 локальных флор Приаралья по мере сходства Симпсона.

А — граф максимального сходства; уровень связи, %: *а* — 71—80, *б* — 61—70, *в* — 53—60, *г* — 50—52. *Б* — дендрограмма максимального сходства локальных флор (*1* — Карабулак, *2* — Баян, *3* — Каскакулан, *4* — Босай).

A. littoralis, *A. patula*, *Potentilla supina*, *Tamarix litwinowii*, *Argusia sibirica*, *Inula germanica*, *Cirsium arvense*, *Taraxacum bessarabicum*. Специфичность других видов, не получивших распространения на исследованных побережьях (*Suaeda arcuata*, *Lappula microcarpa*, *Centaurea squarrosa*, *Scorzonera pusilla*, *Crepis tectorum*), по всей вероятности, случайна.

Для ЛФ Каскакулана отмечено только 2 специфических вида: *Astragalus arpilobus*, *Pachypterigium multicaule*.

Наибольшими отличиями характеризуется флора Босайского створа, здесь найдено 24 специфических для побережья вида: *Ephedra lomatolepis*, *Hordeum leporinum*, *Poa annua*, *Aeluropus repens*, *Cyperus glomeratus*, *Asparagus neglectus*, *Chenopodium foliosum*, *Kirilowia eriantha*, *Londesia eriantha*, *Kochia laniflora*, *Halimocnemis longifolia*, *Gypsophila krascheninnikovii*, *Corispermum lehmannianum*, *Roemeria refracta*, *Crambe edentula*, *Lepidium obtusum*, *L. amplexicaule*, *Glycyrrhiza aspera*, *Haplophyllum perforatum*, *Calystegia hederacea*, *Lappula spinocarpos*, *Heterocaryum subsessile*, *Drepanocaryum sewerzowii*, *Acroptilon australe*. Богатство и специфичность ЛФ Босай объясняется тем, что створ располагается близко к переходной полосе между средними и южными пустынями, а также многообразием экологических условий бывших лагун, солончаков, древних русел, близостью песков Кызылкумов.

Для выделения фитохорий наименьшего ранга был учтен принцип наименьшего дополнения (Золотухин, 1987). Территория спорного района (Каскакулан) присоединяется к фитохории Босай, которой она дает наименьшее дополнение видового списка. Основанием присоединения являются также наибольшие меры включения (51 %) и сходства (76 %) (табл. 7). Выделенные 3 элементарных флористических района были отражены в схеме ботанико-географического районирования (Димеева, 1990).

ТАБЛИЦА 7

Матрица попарного сходства локальных флор (ЛФ) приморской полосы

ЛФ	Карабулак	Баян	Каскакулан	Босай
Карабулак	100	58	52	67
Баян	40	100	68	52
Каскакулан	47	53	100	76
Босай	38	46	51	100

Примечание. Меры сходства: слева внизу — Съеренсена-Чекановского; справа вверху — Симпсона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айвазян С. А., Бежаева З. И., Староверов О. В. Классификация многомерных наблюдений. М., 1974. 240 с.

Акжигитова Н. И. Галофильная растительность и ее индикационные свойства. Ташкент, 1982. 192 с.

Бахиев А. Низовья Амударьи // Флористические и эколого-геоботанические исследования в Каракалпакии. Ташкент, 1987. Т. 1. С. 91—128; 1988. Т. 2. С. 135—144.

Бахиев А., Жалгасбаев Ж. Обсыхающее дно Арала // Флористические и эколого-геоботанические исследования в Каракалпакии. Ташкент, 1988. Т. 2. С. 77—91.

Бельгардт А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. Киев, 1950. 264 с.

Борщов И. Г. Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края. СПб., 1865. 190 с.

Бочанцев В. П. Род *Salsola* L. (состав, история развития и расселения): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1969. 45 с.

Быков Б. А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата, 1960. Т. 1. 316 с; 1962. Т. 2. 436 с.; 1965. Т. 3. 462 с.

Быков Б. А. Региональный анализ флоры и ботанико-географическое районирование Казахстана // Проблемы освоения пустынь. 1975. № 6. С. 3—15.

Быков Б. А. Основные особенности галофильной флоры Средней Азии и Казахстана // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1981. № 1. С. 1—9.

Гаель А. Г., Коликов М. С., Малюгин Е. А., Останин Е. С. Песчаные пустыни Северного Приаралья и пути их освоения. Алма-Ата, 1950. 246 с.

Горышина Т. К. Экология растений. М., 1979. 368 с.

Димеева Л. А. Флора и растительность побережий и осушенного дна Аральского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1990. 27 с.

Димеева Л. А. Эколого-исторические этапы формирования приморской растительности Приаралья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 2. С. 72—84.

Золотухин Н. И. Опыт флористических исследований на уровне фитохорий наименьшего ранга (на примере Алтайского заповедника) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 90—104.

Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Алма-Ата, 1969. Т. 1; 1972. Т. 2.

Карамышева З. В., Рачковская Е. И. Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л., 1973. 279 с.

Карта растительности Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). М. 1 : 2 500 000 / Под ред. *Г. М. Ладыгиной, Е. И. Рачковской, И. Н. Сафроновой.* СПб., 1995. 3 л.

Кнорринг-Неуструева О. Э. Краткий очерк растительности восточной части Чимбайского района Каракалпакской автономной области Казахской АССР // Почвенные и ботанико-географические исследования в Каракалпакской автономной области. Л., 1930. С. 99—110.

Курочкина Л. Я. Псаммофильная растительность пустынь Казахстана. Алма-Ата, 1978. 272 с.

Курочкина Л. Я. Ботанические исследования в бассейне Аральского моря // Проблемы освоения пустынь. 1979. № 3. С. 9—18.

Курочкина Л. Я., Макулбекова Г. Б., Вухрер В. В. Формирование растительности на осушенной полосе Аральского моря // Биологические ресурсы пустынь СССР, их рациональное использование и воспроизводство. Ашхабад, 1984. С. 61—71.

Курочкина Л. Я., Макулбекова Г. Б., Вухрер В. В., Малайсарова А. Н. Растительность осушенного дна Аральского моря // Состояние акватории и осушенного дна Аральского моря. Алма-Ата, 1983. С. 91—128.

Лавренко Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.; Л., 1962. 168 с.

Лавренко Е. М. Провинциальное деление Центрально-Азиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области // Бот. журн. 1965. Т. 5. № 1. С. 3—15.

Литвинов Д. И. Растения берегов Аральского моря // Изв. Туркест. отд. Рус. географ. о-ва. 1905. Вып. 5. С. 1—41.

Лымарев В. И. Берега Аральского моря — внутреннего водоема аридной зоны. Л., 1967. 251 с.

Макулбекова Г. Б., Курочкина Л. Я., Вухрер В. В., Димеева Л. А. Солончаковые пастбища // Комплексная характеристика пастбищ пустынной зоны Казахстана. Алма-Ата, 1990. С. 139—151.

Мельникова Р. Д. Псаммофильная растительность // Растительный покров Узбекистана. Ташкент, 1973. Т. 2. С. 4—80.

Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г. Жизненные формы растений пустыни Каракум. М., 1973. 244 с.

Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1972. Т. 3. 268 с.

Попов М. Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюл. Ср.-Аз. гос. ун-та. 1927. № 15. С. 239—292.

Пратов У. П. Род *Climacoptera* Botsch. Ташкент, 1986. 68 с.

Рачковская Е. И. Флора // Пустыни Заалтайской Гоби. М., 1986. С. 80—84.

Рачковская Е. И. Растительность Гобийских пустынь МНР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1989. 41 с.

Рачковская Е. И., Сафронова И. Н. Новая карта ботанико-географического районирования Казахстана и Средней Азии в пределах пустынной области // Геоботаническое картографирование 1992. Л., 1994. С. 33—49.

Ребристая О. В., Творогов В. А., Хитун О. В. Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 22—35.

Русанов Н. Ф. Среднеазиатские виды розы. Отдаленная гибридизация, филогения, кариология, витаминоносность. Ташкент, 1996. 188 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Смирнов С. М. Ботанические исследования в Арало-Каспийском крае // Изв. Русск. геогр. об-ва. 1875. Вып. 11. Т. 3. 276 с.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований // Журн. Рус. бот. о-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111—124.

Толмачев А. И. О сравнительной характеристике флор и флористических областей. М.; Л., 1941. 40 с.

Флора Казахстана. Алма-Ата, 1956—1966. Т. 1—9.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. СПб., 1995. 992 с.

Шахов А. А. Солеустойчивость растений. М., 1956. 552 с.

Шеляг-Сосонко Ю. Р. О конкретной флоре и методе конкретных флор // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 6. С. 761—774.

Шербаев Б. Ш. Состав флоры южного побережья Аральского моря // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1372—1377.

Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 69—83.

Юрцев Б. А., Семкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Breckle S.-W. The significance of salinity // Desertification and development: dryland ecology in social perspective. London, 1982. P. 277—292.

Breckle S.-W. Studies on halophytes from Iran and Afghanistan. Ecology of halophytes along salt gradients // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1986. P. 203—215.

Breckle S.-W. How do halophytes overcome salinity? // Biology of salt tolerant plants. Karachi, 1995. P. 199—211.

Flowers T. J., Hajibagheri M. A., Clipson N. J. W. Halophytes // The Quarterly Reviewe Biology. 1986. Vol. 61. N 3. P. 313—337.

Институт ботаники и фитоинтродукции
Министерства науки АН Республики Казахстан
Алма-Ата
Российский государственный
педагогический университет
Санкт-Петербург

Получено 14 III 1994

SUMMARY

The investigation of the flora of the seaside belt has been carried out on the Kazakhstan shore of the Aral sea. The list of 300 species of vascular plants is given. Taxonomical, biomorphological, ecomorphological, geographic comparative floristic analyses of species composition have been accomplished. The comparison with the flora of the Aral sea coast in Karakalpakstan has revealed the differences between investigated territories.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.251 (268.2)

© Yu. B. Okolodkov

DIFFERENTIATION OF PHOTOTROPHIC AND HETEROTROPHIC *DINOFLAGELLATES* (*DINOPHYCEAE*) BY EPIFLUORESCENCE MICROSCOPY IN THE NORTHERN GREENLAND SEA

Ю. Б. ОКОЛОДКОВ. ВЫЯВЛЕНИЕ ФОТОТРОФНЫХ И ГЕТЕРОТРОФНЫХ ДИНОФЛАГЕЛЛАТ (*DINOPHYCEAE*) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ГРЕНЛАНДСКОГО МОРЯ С ПОМОЩЬЮ ЭПИФЛУОРЕСЦЕНТНОЙ МИКРОСКОПИИ

Fifty dinoflagellate species from the northern Greenland Sea were examined for the presence of chlorophyll with the aid of epifluorescence microscopy. The species with and without chlorophyll and symbiont hosts were distinguished, comments being given separately to all these groups of species. The role of heterotrophic and mixotrophic dinoflagellates is stressed and discussed in view of recent studies. Only three dinoflagellates of the genera *Amylax* and *Dinophysis* were recorded as hosts for phycobilin-containing endosymbionts. As estimated, the percentage of the dinoflagellate species forming symbiotic consortia in the marine Arctic is 1.0—1.5 %. None of the dinoflagellates with episymbiotic algae was found.

Key words: dinoflagellates, chlorophyll, epifluorescence microscopy, Greenland Sea.

Some 270 dinoflagellates species are known from the Arctic Ocean. As shown, in summer, in the European Arctic, the species diversity of dinoflagellates can exceed that of diatoms in water column (Okolodkov, 1997). In spite of some progress in studying the systematics and biogeography of Arctic dinoflagellates, little is known about the trophic status of individual species. Planktonic dinoflagellates are represented by phototrophic (=autotrophic, or photosynthetic), heterotrophic and mixotrophic species. It was estimated that approximately half of the known species of extant dinoflagellates are obligate heterotrophs, many dinoflagellates can switch from phototrophy to heterotrophy and only a few are strictly phototrophic (Gaines, Elbrächter, 1987; Schnepf, Elbrächter, 1992). In systematics, the presence or absence of chloroplasts has been used only to delimit taxa on species level (Elbrächter, 1994).

Fluorescence microscopy was first suggested by E. J. F. Wood (1956) as a tool for distinguishing chlorophyll-containing and heterotrophic microorganisms. The use of epifluorescence microscopy makes visible the autofluorescence of chlorophyll. It has been applied not only to the live but also to fixed microorganisms, a cryo-preservation method of preparing phytoplankton samples being used (Booth, 1987).

In the Arctic, dinoflagellates have not been a target object for epifluorescence studies. To understand the role of dinoflagellates in food webs, it is necessary to investigate the cells of individual species for the presence of chlorophyll, which was the purpose of the present study. Moreover, information on the presence or absence of pigments provides us with an additional character and will be useful to distinguish taxa or to describe new species.

Material and methods

Phytoplankton samples examined for the presence of chlorophyll were collected during the ARK-XIII/2 cruise on board the R/V «Polarstern», in the northern Greenland Sea, in the period of 1 to 4 August 1997, at three stations (table 1). Temperature and salinity

TABLE 1

Data on hydrological stations during the ARK-XIII/2 cruise on board the R/V «Polarstern»

Station	Latitude, °N	Longitude, °E	Temperature, °C	Salinity
094	80° 35.1′	11° 54.1′	−1.0	32.6
099	80° 10.5′	10° 24.1′	2.6	33.4
100	79° 06.3′	7° 07.2′	0.2	31.4

were measured at the depth of 10 m at stations 094 and 099 and at the surface at station 100. Station 094 was located near the ice edge, station 099 was in a distance of 45 km from it, and station 100 in the open water.

The samples collected from the surface with a plastic bucket were filtered through a 1 μm pore size Nuclepore filter using the reverse-filtration device. Concentrated material was examined under the inverted microscope Axiovert 135, Carl Zeiss. Plan-Neofluar objectives 5/0.15, 20/0.50, 40/0.75 and 100/1.30 (immersion oil) and a condenser, numerical aperture 0.55, were used. Living cells were studied within a few hours after sampling. Blue exciter filter set 09 (450—490 nm), No 487909, and UV exciter filter set 01 (365 nm), No 487901, were used to produce autofluorescence.

Results snd discussion

Fifty dinoflagellater species were screened for the presence of photosynthetically active pigments (table 2). During investigation, the living cells fluoresced red, yellow-orange, yellow or green. Red autofluorescence was considered a proof of the presence of chlorophyll. Dark and light red were not distinguished. Phototrophic and mixotrophic species are not differentiated in the present paper due to limited possibilities to observe heterotrophic feeding in photosynthetic species.

Chlorophyll-containing species

About one third of the examined species were found to be photosynthetic (table 2). The two types of dinoflagellate cysts referred to as *Echinum majus* and *E. minus* by A. Meunier (1910) had 6 to 10 red chloroplasts and a green granule (possibly, a nucleus) in each cell. Dinoflagellate cysts identified as *E. minus* or most likely belonging to the same species were reported from the Barents and Greenland seas, both from the water column and the ice (Okolodkov, 1993; Ikävalko, Gradinger, 1997). During the ARK-XIII/2 cruise *E. minus* was also observed in copepod faecal pellets and melt pools on ice-floes. Similar cysts were found in Antarctic sea ice (Buck et al., 1992) as well as in faecal pellets collected in the Antarctic (Marino et al., 1994). At present, it is not known to which genus the cysts belong.

Proterythropsis vigilans first recorded for the Eurasian Arctic (Okolodkov, 1997) contained numerous peripherally located red chloroplasts. A few dozens of cells were examined for the presence of chlorophyll and it was concluded that *P. vigilans* is an undeniably chlorophyll-containing dinoflagellate. The original description of this species given by S. M. Marshall (1925) includes no information about chloroplasts.

The data on *Prorocentrum minimum* presented here is in accordance to other authors' data. All examined species of the genus *Prorocentrum* Ehrenberg are known to be autotrophic and fluoresce red. *Alexandrium ostenfeldii* shows the red fluorescence as other species of the genus *Alexandrium* Halim do (Lessard, Swift, 1986; Booth, 1987). The results on many other species from the Greenland Sea (table 2) are also consistent with those known for other regions and published by other authors (Lessard, Swift, 1986; Booth, 1987; Hallegraeff, Lucas, 1988; Schnepf, Elbrächter, 1992; Bralewska, Witek,

TABLE 2

Dinoflagellate species examined under the epifluorescence microscopy for the presence of the photosynthetically active pigments during the ARK-XIII/2 cruise on board the R/V «Polarstern», in the northern Greenland Sea

Species	Fluorescence colour	Interpretation
**Alexandrium ostenfeldii* (Paulsen) Balech et Tangen	R	Photosynthetic
Amphidinium sphenoides Wulff	–	Non-photosynthetic
**Amylax triacantha* (Jörgensen) Sournia	YO	Endosymbionts?
Ceratium arcticum (Ehrenberg) Cleve	R	Photosynthetic
**C. fusus* (Ehrenberg) Dujardin	R	»
**Cochlodinium brandtii* Wulff	–	Non-photosynthetic
C. cf. *pupa* Lebour	–	»
**Dinophysis acuminata* Claparède et Lachmann	YO	Endosymbionts?
**D. norvegica* Claparède et Lachmann	Y/YO	»
**D. pulchella* (Lebour) Balech	G	Non-photosynthetic
**D. rotundata* Claparède et Lachmann	G	»
Echinus majus Meunier (a dinoflagellate cyst)	R	Photosynthetic
E. minus Meunier (a dinoflagellate cyst)	R	»
**Gonyaulax spinifera* (Claparède et Lachmann) Diesing	R	»
**Gymnodinium abbreviatum* Kofoid et Swezy	–	Non-photosynthetic
G. elongatum Hope	–	»
G. endofasciculum Campbell	–	»
G. wulffii Schiller	–/R	Phototrophic
Gymnodinium sp. 1	–	Non-photosynthetic
Gymnodinium sp. 2	R	Photosynthetic
Gymnodinium sp. 3	R	»
Gyrodinium cf. *aureolum* Hulburt	R	»
G. gracile Bergh	–	Non-photosynthetic
G. lachryma (Meunier) Kofoid et Swezy	–	»
G. cf. *pellucidum* (Wulff) Schiller	–	»
G. rubrum Kofoid et Swezy	–	»
G. spirale (Bergh) Kofoid et Swezy	–	»
Gyrodinium sp., *Cochlodinium*-like	–	»
Katodinium glaucum (Lebour) Loeblich III	–/R	Photosynthetic
Katodinium sp.	R/–	»
Micracanthodinium claytonii (Lohmann) Deflandre	–	Non-photosynthetic
**Peridiniella catenata* (Levander) Balech	R	Photosynthetic
P. danica (Paulsen) Okolodkov et Dodge	–	Non-photosynthetic
**Pronoctiluca pelagica* Fabre-Domergue	–	»
**Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller	–	»
Proterythropsis vigilans Marshall	–	»
Protodinium sp.	R	Photosynthetic
**Protoperidinium brevipes* (Paulsen) Balech	IG	Non-photosynthetic
**P. conicoides* (Paulsen) Balech	–	»
**P. depressum* (Bailey) Balech	–	»
P. cf. *finitimum* Balech	–	»
P. islandicum (Paulsen) Balech	–	»
P. mite (Pavillard) Balech	PG	»
**P. ovatum* Pouchet	PYG	»
**P. pallidum* (Ostenfeld) Balech	IG	»
**P. pellucidum* Bergh	IG	»
P. pyriforme (Paulsen) Balech	IG	»
**P. steinii* (Jörgensen) Balech	PG	»

TABLE 2 (*continuation*)

Species	Fluorescence colour	Interpretation
**Scrippsiella trochoidea* (Stein) Steidinger et Balech	R	Photosynthetic
Torodinium robustum Kofoid et Swezy	R/–	»

Note. An asterisk (*) shows that relevant data on the autofluorescence are available from literature cited in the list of references in the present paper. Fluorescence colour: G — green, I — intense, O — orange, P — pale, R — red, Y — yellow; «–» (hyphen) — the absence of red autofluorescence; «/» (dash) stands for conjunction or. Interpretation: «endosymbionts» means containing endosymbionts, the presence of them in host cells being questionable.

1995; Elbrächter, Schweikert, 1997). Data on the autofluorescence of some species are first presented here (they are marked with an asterisk in table 2). A species can be mixotrophic despite their possession of chloroplasts. This was shown for some species of the genera *Alexandrium*, *Ceratium* Schrank, *Gonyaulax* Diesing, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Nematodinium*, *Prorocentrum*, *Protoperidinium* Bergh and *Scrippsiella* Balech (Bockstahler, Coats, 1993a, b; Elbrächter, Zölffel, 1993; Jacobson, Anderson, 1996; Li et al., 1996). Mixotrophic microorganisms operate simultaneously at more than one trophic level and may enhance energy transfer within the microbial loop (for references see Bockstahler, Coats, 1993b).

Only six dinoflagellate species are presently known to be strict autotrophs, i. e. having no need in organic substances for growth in the light, most of them being freshwater forms (Gaines, Elbrächter, 1987). Most photosynthetic dinoflagellates are auxotrophic and the auxotrophy is one of the types of heterotrophy. They need some specific external compounds in small amounts. Out of the species examined for the presence of chlorophyll (table 2), *Scrippsiella trochoidea* was proved to require vitamin B_{12} and therefore can be considered auxotrophic (for references see Gaines, Elbrächter, 1987).

While the data on the autofluorescence of thecate dinoflagellates are accumulating, the trophic status of only a few naked species has been determined. The most comprehensive study on the trophic status of dinoflagellates with the aid of epifluorescence microscopy was undertaken by M. Elbrächter, M. Schweikert (1997) in the tropical West Pacific. He included in the list some 20 naked dinoflagellate species out of about 150 dinoflagellate species tested with epifluorescence microscopy. Both photo- and heterotrophic naked dinoflagellates commonly occur in water column and in new and multi-year ice in the Greenland Sea (Ikävalko, Gradinger, 1997). The present study partly fills the gap in epifluorescence studies in respect to the genera *Amphidinium* Claparède et Lachmann, *Cochlodinium* Schütt, *Gymnodinium* Stein, *Gyrodinium* Kofoid et Swezy, *Katodinium* Fott, *Proterythropsis* Kofoid et Swezy, *Protodinium* Lohmann and *Torodinium* Kofoid et Swezy.

For some naked dinoflagellates, *Gymnodinium wulffii*, *Katodinium glaucum*, *Katodinium* sp. and *Torodinium robustum*, the results obtained are contradictory: the living cells both with chloroplasts and without them were observed. Red fluorescence in some of these species was probably due to food particles.

Non-photosynthetic species

Some two thirds of the examined species were found to be non-photosynthetic (table 2). Many species not containing chloroplasts showed pale green autofluorescence usually spread around the cell. Some species (*Protoperidinium brevipes*, *P. pallidum*, *P. pellucidum* and *P. pyriforme*) fluoresced intense green. Among species of the genus *Protoperidinium*, only *P. latistriatum* Balech has been so far reported as containing chlorophyll (Lessard, Swift, 1986). Green fluorescence in the *Protoperidinium* species fills the entire cell volume, which was noted earlier (Elbrächter, 1994; Bralewska, Witek, 1995).

Data on the species of the genus *Dinophysis* Ehrenberg from the Greenland Sea confirmed the results obtained by other authors (Hallegraeff, Lucas, 1988; Schnepf, Elbrächter, 1988). The character of presence or absence of chloroplasts was used by G. M. Hallegraeff and I. A. N. Lucas (1988) for discriminating the genera *Dinophysis* sensu stricto and *Phalacroma* Stein. At present, it is unknown what organelles produce the green autofluorescence. Unlike B. C. Booth (1987), in the present study, the green autofluorescence was observed in many non-photosynthetic dinoflagellates, which confirmed the data by Elbrächter (1994). In addition, contrary to L. P. Shapiro et al. (1989) who considered the green autofluorescence being related only to naked dinoflagellates, this phenomenon was shown to be also characteristic of many thecate species.

Heterotrophic dinoflagellates can be subdivided into phagotrophs like species from the genera *Gyrodinium* and *Polykrikos* Bütschli and osmotrophs such as most *Protoperidinium* species (Drebes, 1974). A list of phagotrophic free-living dinoflagellates compiled from literature and based on the species depicted with food bodies includes some 140 naked dinoflagellate species (Gaines, Elbrächter, 1987). Inclusion bodies were found in several oceanic *Ceratium* species, however, there is no evidence that all of them are food vacuoles (Chang, Carpenter, 1994). Many species of heterotrophic dinoflagellates found in Antarctic sea ice showed autofluorescence from small particles on plasmalemma indistinguishable from bacteria (Elbrächter, Zölffel, 1993). More studies on the feeding behaviour of dinoflagellates are needed to determine their trophic status.

To identify species when alive in natural mixed populations remains one of the main difficulties in epifluorescence field studies aimed at estimating the ratio between photo- and heterotrophic dinoflagellates. The role of heterotrophic dinoflagellates in the microbial loop in the marine ecosystems has not been paid much attention. J. R. Beers et al. (1975, 1982) estimated that heterotrophic dinoflagellates can constitute up to 84 % of the phytoplankton biomass in the Pacific. V. Smetacek (1981) demonstrated an important role of heterotrophic dinoflagellates and ciliates in terms of biomass in the annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight, the Baltic Sea. P. J. Hansen (1991) gives the heterotrophic dinoflagellate biomass being up to 77 % of the phytoplankton biomass in the Kattegat. With the aid of epifluorescence microscopy, E. J. Lessard (1984) found that heterotrophic cells constituted about 40 % of the total dinoflagellate population in the Gulf Stream. It is assumed that the role of heterotrophic dinoflagellates as an energy dissipator rather than an energy transfer link is similar to that of ciliates (Bralewska, Witek, 1995). However, being dinoflagellates' main protozoan competitor, ciliates differ from dinoflagellates in their maximum growth rate, seasonal distribution and differential preferences for prey sizes (Hansen, 1991). In the Arctic, the role of heterotrophic dinoflagellates is to be evaluated. It is known that in the area north of Spitsbergen (81° 06′ N, 16° 12′ E) 90—100 % covered with drifting ice, in early July, heterotrophic *Gyrodinium* species (mostly *G. lachryma* and *G. spirale*, the cell length 40 to 120 μm) may constitute 46 % of the total number of cells larger than 20 μm, not considering rarer heterotrophic *Gymnodinium*, *Cochlodinium*, *Katodinium*, *Protoperidinium* and *Dinophysis* species.

Most non-photosynthetic athecate dinoflagellates seem to be obligate heterotrophs as proved at least for large-sized *Gyrodinium* and *Gymnodinium* species (Elbrächter, 1991a). *Dinophysis rotundata* was shown to be a heterotrophic species: a special kind of phagotrophic feeding with the aid of a peduncle named mezocytosis, has been observed (Elbrächter, 1991b).

Endosymbiotic consortia

Some dinoflagellate species can host other algae or bacteria and thus forming epi- or endosymbiotic consortia. Only three species regarded hosts to other photosynthetic organisms, *Amylax triacantha*, *Dinophysis acuminata* and *D. norvegica*, fluoresced yellow-orange. As it was proved, yellow-orange light is due to the presence of biliprotein accessory pigments (=phycobiliproteins, or phycobilins) characteristic of cyanobacteria

(previously described as «phaeosomes» in Geitler, 1959), cryptophytes and red algae. Biliproteins can be subdivided into three groups, allophycocyanins, phycocyanins and phycoerythrins. They are less diverse in cryptophytes compared with cyanobacteria and red algae (Rowan, 1989; Jeffrey, Vesk, 1997). Phycobilins differ significantly in spectral and physiochemical properties and are readily distinguished in cyanobacteria and cryptophytes (Stewart, Farmer, 1984). The yellow-orange autofluorescence in the species mentioned above has been previously observed (Lessard, Swift, 1986; Hallegraeff, Lucas, 1988; Schnepf, Elbrächter, 1992; Bralewska, Witek, 1995).

According to E. Schnepf and M. Elbrächter (1992), the order *Dinophysiales* has no species with red chlorophyll autofluorescence and all phototrophic species have phycobilins of the cryptophyte origin. The presence of phycoerythrin was shown for *Dinophysis norvegica* (Geider, Gunter, 1989). Cryptophytes may be found in endosymbiotic association with dinoflagellates (Hu et al., 1980; Wilcox, Wedemayer, 1984, 1985). However, as regards the genus *Dinophysis*, there is no evidence of endosymbiosis, in spite of the resemblance of thylacoids in cryptophytes and in the genus *Dinophysis* (Vesk et al., 1996). Also, J. Larsen (1988) observed the dinoflagellate feeding and suggested that the ingested chloroplasts («cleptoplasts») of cryptophytes might remain photosynthetically active for a while. According to M. Elbrächter and M. Zölffel (1993), «cleptoplasts» of dinoflagellates remain intact for up to several weeks and perform photosynthesis inside their host. Episymbionts fluorescing yellow and yellow-orange that are characteristic of all species of the tropical heterotrophic genera *Ornithocercus* Stein, *Histioneis* Stein and *Citharistes* Stein ascribed to the order *Dinophysiales* are cyanobacteria (Norris, 1967; Taylor, 1982; Gordon et al., 1994). Cyanobacterial symbionts are believed to belong to the genera *Synechococcus* Nägeli, *Synechocystis* Sauvage, *Trichodesmium* Ehrenberg and *Aphanocapsa* Nägeli. For the *Ornithocercus*, *Histioneis* and *Citharistes* species, it is hypothesized that heterotrophic dinoflagellate hosts may provide the cyanobacterial symbionts with the anaerobic microenvironment necessary for efficient nitrogen fixation (Gordon et al., 1994). On the basis of the colour of fluorescence, E. J. Lessard and E. Swift (1986) suggest a cyanobacterial-like symbiont in *Dinophysis* species. However, it should be noted that cyanobacteria, in contrast to cryptophytes, are not common in Arctic marine environment. In any case, *D. acuminata* and *D. norvegica* were shown to be mixotrophs (Granéli et al., 1993).

Until recently, the genus *Amylax* Meunier was included into the genus *Gonyaulax* by most researchers. At present, it incorporates only two species, *Amylax triacantha* and *A. buxus* (Balech) Dodge. The former fluoresces yellow-orange and relevant data on the latter are lacking. Yellow-orange autofluorescence in *A. triacantha* can be considered as an argument in favour of clear separation of the genus *Amylax* from related genera like *Gonyaulax* or *Lingulodinium* Wall emend. Dodge, since for the latter two genera red autofluorescence is typical and yellow-orange autofluorescence is unknown. The origin of the yellow-orange fluorescence in *Amylax triacantha* remains unclear and most likely involves cryptophytes. Dead cells of *A. triacantha* showed yellow autofluorescence. In any case, *A. triacantha*, along with *Dinophysis acuminata* and *D. norvegica*, are photosynthetic species in which mixotrophy remains a distinct possibility. At least, it was shown for *D.* cf. *acuminata*, chloroplasts of which fluoresced yellow-orange (Berland et al., 1995).

Elbrächter and Schweikert (1997) give the names of 14 dinoflagellates as symbiont hosts for phycobilin-containing algae, both epi- and endosymbionts, that is about one tenth of the total number of species identified in net samples (mesh 20 μm) from the tropical West Pacific. Hitherto, no dinoflagellate species with episymbiotic phycobilin-containing algae have been found in the Arctic. Another peculiarity is that the percentage of these species in the Arctic is much lower (about 1 to 1.5 %) compared to tropical areas.

Acknowledgements

I am grateful to Dr E.-M. Nöthig for arrangements of my visit to the Alfred Wegener Institute (AWI) in Bremerhaven and parcticipation in the ARK-XIII/2 cruise. My sincere thanks are to Dr R. Gradinger of the Institute for Polar Ecology, Christian Albrechts University of Kiel, for providing me with the microscopy facilities on board the R/V «Polarstern» and valuable advice. I thank Dr M. Elbrächter of the Biological Station Helgoland at List/Sylt for helpful discussion and literature on the subject. Dr K. L. Vinogradova and Dr R. N. Belyakova of the Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, helped me to prepare the final version of the manuscript. Mrs. L. M. Yakovleva from Kronstadt kindly corrected English.

The present study was financially supported by the AWI.

LITERATURE CITED

Beers J. R., Reid F. M. H., Stewart G. L. Microplankton of the North Pacific Gyre. Population structure and abundance, June 1973 // Int. Revue Ges. Hydrobiol. 1975. Vol. 60. P. 607—638.

Beers J. R.; Reid F. M. H., Stewart G. L. Seasonal abundance of the microplankton population in the North Pacific Gyre // Deep-Sea Res. 1982. Vol. 29. P. 227—245.

Berland B. R., Maestrini S. Y., Grzebyk D., Thomas P. Recent aspects of nutrition in the dinoflagellate *Dinophysis* cf. *acuminata* // Aquat. Microb. Ecol. 1995. Vol. 9. P. 191—198.

Bockstahler K. R., Coats D. W. Grazing of the mixotrophic dinoflagellate *Gymnodinium sanguineum* on ciliate populations of Chesapeake Bay dinoflagellates // Mar. Biol. 1993a. Vol. 116. P. 477—487.

Bockstahler K. R., Coats D. W. Spatial and temporal aspects of mixotrophy in Chesapeake Bay dinoflagellates // J. Euk. Microbiol. 1993b. Vol. 40. P. 49—60.

Booth B. C. The use of autofluorescence for analyzing oceanic phytoplankton communities // Bot. Mar. 1987. Vol. 30. P. 101—108.

Bralewska J. M., Witek Z. Heterotrophic dinoflagellates in the ecosystem of the Gulf of Gdansk // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. Vol. 117. P. 241—248.

Buck K. R., Bolt P. A., Bentham W. N., Garrison D. L. A dinoflagellate cyst from Antarctic sea ice // J. Phycol. 1992. Vol. 28. P. 15—18.

Chang J., Carpenter E. J. Inclusion bodies in several species of *Ceratium* Schrank (*Dinophyceae*) from the Caribbean Sea examined with DNA-specific staining // J. Plankton Res. 1994. Vol. 16. N 2. P. 197—202.

Drebes G. Marines Phytoplankton. Eine Auswahl der Helgoländer Planktonalgen (Diatomeen, Peridineen). Stuttgart, 1974. vi + 186 p.

Elbrächter M. Faeces production by dinoflagellates and other small flagellates // Mar. Microb. Food Webs. 1991a. Vol. 5. N 2. P. 189—204.

Elbrächter M. Food uptake mechanisms in phagotrophic dinoflagellates and classification // The biology of free-living heterotrophic flagellates / Ed. by D. J. Patterson, J. Larsen. Systematics Association Special Volume N 45. Oxford, 1991b. P. 303—312.

Elbrächter M. Green autofluorescence — a new taxonomic feature for living dinoflagellate cysts and vegetative cells // Rev. Palaeobot. Palynol. 1994. Vol. 84. P. 101—105.

Elbrächter M., Schweikert M. Liste der Dinoflagellaten aus dem Mikronetz (20 μm) // Untersuchungen zu den tiefen Wassermassen und planktologische Beobachtungen im tropischen Westpazifik wahrend der SONNE — Fahrt Nr. 113 (TROPAC) / Ed. by G. Siedler, W. Zenk. Ber. Meeresk. Univ. Kiel. N 288. Kiel, 1997. P. 124—126.

Elbrächter M., Zölffel M. Taxonomy and ecology of heterotrophic ice-flagellates // The Expedition ANTARKTIS X/3 of «Polarstern» in 1992 / Ed. by M. Spindler, G. Dieckmann, D. Thomas. Ber. Polarforsch. N 121. Bremerhaven, 1993. P. 26—29.

Gaines G., Elbrächter M. Heterotrophic nutrition // The biology of dinoflagellates / Ed. by F. J. R. Taylor. Blackwell, Oxford, 1987. P. 224—268.

Geider R. J., Gunter P. A. Evidence for the presence of phycoerythrin in *Dinophysis norvegica*, a pink dinoflagellate // Br. Phycol. J. 1989. Vol. 24. P. 195—198.

Geitler L. Syncyanosen // Handbuch der Pflanzenphysiologie. 11, Heterotrophie / Ed. by W. Ruhland. Berlin, 1959. P. 530—545.

Granéli E., Anderson D. M., Maestrini S. Y., Paasche E. Light and dark carbon fixation by the marine dinoflagellate genera *Dinophysis* and *Ceratium* // Measurement of primary production from

the molecular to the global scale: Proc. Intern. Symp. (La Rochelle, France, 21—24 April 1992). ICES Mar. Sci. Symp. 197 / Ed. by W. K. W. Li, S. Y. Maestrini. La Rochelle, 1993. P. 274.

Gordon N., Angel D. L., Neori A. et al. Heterotrophic dinoflagellates with symbiotic cyanobacteria and nitrogen limitation in the Gulf of Aqaba // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1994. Vol. 107. P. 83—88.

Hallegraeff G. M., Lucas I. A. N. The marine dinoflagellate genus *Dinophysis* (*Dinophyceae*): photosynthetic, neritic and non-photosynthetic, oceanic // Phycologia. 1988. Vol. 27. N 1. P. 25—42.

Hansen P. J. Quantitative importance and trophic role of heterotrophic dinoflagellates in a coastal pelagial food web // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1991. Vol. 73. P. 253—261.

Hu H., Yu M., Zhang X. Discovery of phycobilin in *Gymnodinium cyaneum* Hu sp. nov. and its phylogenetic significance // Kexue Tongbao. 1980. Vol. 25. N 10. P. 882—884.

Ikävalko J., Gradinger R. Flagellates and heliozoans in the Greenland Sea ice studied alive using light microscopy // Polar Biol. 1997. Vol. 17. P. 473—481.

Jacobson D. M., Anderson D. M. Widespread phagocytosis of ciliates and other protists by marine mixotrophic and heterotrophic thecate dinoflagellates // J. Phycol. 1996. Vol. 32. P. 279—285.

Jeffrey S. W., Vesk M. Introduction to marine phytoplankton and their pigment signatures // Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods / Ed. by S. W. Jeffrey, R. F. C. Mantoura, S. W. Wright. Paris, 1997. P. 37—84.

Larsen J. An ultrastructural study of *Amphidinium poecilochroum* (*Dinophyceae*), a phagotrophic dinoflagellate feeding on small species of cryptophytes // Phycologia. 1988. Vol. 27. N 3. P. 366—377.

Lessard E. J. Oceanic heterotrophic dinoflagellates: distribution, abundance, and role as microzooplankton: Ph. D. Dissertation, University of Rhode Island. Kingston, 1984. 144 p.

Lessard E. J., Swift E. Dinoflagellates from the North Atlantic classified as phototrophic or heterotrophic by epifluorescence microscopy // J. Plankton Res. 1986. Vol. 8. N 6. P. 1209—1215.

Li A., Stoecker D. K., Coates D. W., Adam E. J. Ingestion of fluorescently labeled and phycoerythrin-containing prey by mixotrophic dinoflagellates // Aquat. Microb. Ecol. 1996. Vol. 10. P. 139—147.

Marino D., Montresor M., Mazzela L., Saggiomo V. Diatom flora in oval faecal pellets from Terra Nova Bay (Antarctica) // Proc. of the Thirteenth Intern. Diatom Symp. (Maratea, Italy, 1—7 September 1994) / Ed. by D. Marino, M. Montresor. Bristol, 1994. P. 229—240.

Marshall S. M. On *Proterythropsis vigilans*, n. sp. // Quart. J. Micr. Sci. London, N. S. 1925. Vol. 274. N 69. P. 177—184.

Meunier A. Microplancton des Mers de Barents et de Kara. Duc d'Orleans Campagne Arctique de 1907. Bruxelles, 1910. 355 p., pl. 1—37.

Norris R. E. Algal consortium in marine plankton // Proc. of the Seminar on Sea, Salt and Plants / Ed. by V. Krishnamurthy. Bhavnagas, India, 1967. P. 179—189.

Okolodkov Y. B. Algae in the annual sea ice at Hooker Island, Franz Josef Land, in August 1991 // Polish Polar Res. 1993. Vol. 14. N 1. P. 25—32.

Okolodkov Y. B. Phytoplankton: studies on the biodiversity, taxonomy, community comparison and biogeography // Scientific cruise report of the Arctic Expedition ARK-XIII/2 of R/V «Polarstern» in 1997 / Ed. by R. Stein, K. Fahl. Ber. Polarforsch. N 255. Bremerhaven, 1997. P. 53—59.

Rowan K. S. Photosynthetic pigments of algae. Cambridge, 1989. 334 p.

Schnepf E., Elbrächter M. Nutritional strategies in dinoflagellates: a review with emphasis on cell biological aspects // Europ. J. Protistol. 1992. Vol. 28. P. 3—24.

Shapiro L. P., Haugen E. M., Carpenter E. J. Occurrence and abundance of green-fluorescing dinoflagellates in surface waters of the northwest Atlantic and northeast Pacific oceans // J. Phycol. 1989. Vol. 25. P. 189—191.

Smetacek V. The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight // Mar. Biol. 1981. Vol. 63. P. 1—11.

Stewart D. E., Farmer F. H. Extraction, identification, and quantitation of phycobiliprotein pigments from phototrophic plankton // Limnol. Oceanogr. 1984. Vol. 29. N 2. P. 392—397.

Taylor F. J. R. Symbioses in marine microplankton // Ann. Inst. Oceanogr. Paris. 1982. Vol. 58. P. 61—90.

Vesk M., Dibbayawan T. P., Vesk P. A. Immunogold localization of phycoerythrin in chloroplasts of *Dinophysis acuminata* and *D. fortii* (*Dinophysiales*, *Dinophyta*) // Phycologia. 1996. Vol. 35. N 3. P. 234—238.

Wilcox L. W., Wedemayer G. J. Gymnodinium acidotum Nygaard (*Pyrrophyta*), a dinoflagellate with an endosymbiotic cryptomonad // J. Phycol. 1984. Vol. 20. P. 236—242.

Wilcox L. W., Wedemayer G. J. Dinoflagellate with blue-green chloroplasts derived from an endosymbiotic eukaryote // Science. 1985. Vol. 227. P. 192—194.

Wood E. J. F. Fluorescence microscopy in marine microbiology // J. Cons. Int. Explor. Mer. 1956. Vol. 21. P. 6—7.

Komarov Botanical Institute
Russian Academy of Sciences
St. Petersburg

Received 17 IV 1998

РЕЗЮМЕ

С помощью эпифлуоресцентной микроскопии было протестировано на наличие хлорофилла 50 видов динофлагеллат из северной части Гренландского моря. Все изученные виды отнесены к трем категориям: содержащие хлорофилл, не содержащие хлорофилл и виды-хозяева симбионтов. Даны комментарии отдельно к каждой группе видов. Особое внимание уделено роли гетеротрофных и миксотрофных динофлагеллат в свете новейших данных. Только три вида из родов *Amylax* и *Dinophysis* были отмечены как хозяева для фикобилин-содержащих эндосимбионтов. Как подсчитано, доля видов динофлагеллат, образующих симбиотические консорции в морской Арктике, составляет 1—1.5 %. Динофлагеллат с водорослями-эписимбионтами не обнаружено.

УДК 582.262.24 (571.6)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 4

© А. А. Гончаров, С. В. Осипов

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ДЕСМИДИЕВЫХ (*DESMIDIACEAE, CHLOROPHYTA*) КАМЧАТКИ

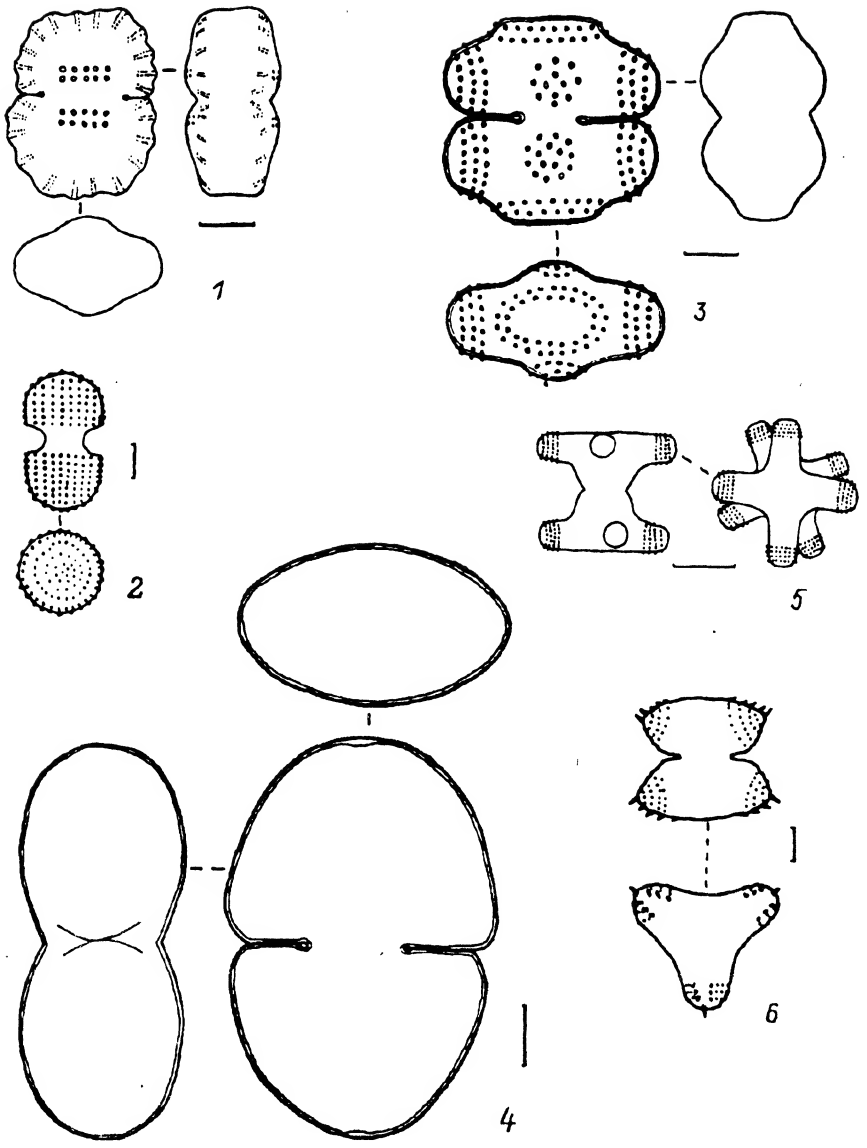
A. A. GONTCHAROV, S. V. OSIPOV. A SUPPLEMENT TO THE FLORA OF DESMIDS (*DESMIDIACEAE, CHLOROPHYTA*) OF KAMCHATKA

Приведены 16 видов десмидиевых водорослей из родов *Cosmarium, Cosmoastrum, Raphidiastrum, Staurastrum, Staurodesmus* и *Xanthidium*, ранее не указывавшиеся для Камчатки. Из них три вида (*Cosmarium grantii, Raphidiastrum navigiolum, Staurodesmus insignis*) и одна разновидность (*Staurastrum leptacanthum* var. *borgei*) являются новыми для России. Рассмотрены некоторые особенности морфологии и географического распространения выявленных водорослей. Для всех таксонов приведены оригинальные рисунки.

Ключевые слова: десмидиевые, Камчатка, новые находки.

В последние десятилетия опубликовано значительное число работ, посвященных изучению видового разнообразия пресноводных водорослей российского Дальнего Востока (Кухаренко, 1974; Медведева, Баринова, 1990, и др.). Вместе с тем различные районы и таксономические группы изучены неравномерно. Так, данные о видовом составе десмидиевых водорослей Камчатки приводятся только в 2 работах. А. А. Еленкин (1914) опубликовал список, насчитывающий 62 вида из порядка *Desmidiales*, обнаруженных в озерах и болотах полуострова. Позже J. B. Petersen (1946) указал еще 2 вида для гидротерм Камчатки — *Cosmarium amoenum* (Bréb.) Ralfs и *C. sexnotatum* Gutv. Для сравнения отметим, что на Аляске этот порядок представлен более чем 200 видами (Croasdale, 1955, 1956, 1957, 1958, 1962; Hirano, 1968), на Курильских о-вах — более чем 150 видами (Okada, 1934a, b; 1939).

В июле 1995 г. С. В. Осиповым собраны альгологические пробы в небольших озерах и болотах, расположенных в окрестностях г. Петропавловска-Камчатского. Для исследования отбирали водоросли бентоса и обрастаний высших водных растений. Материал фиксировали 4%-ным раствором формалина и хранили в темном месте до момента определения. Обработка материала выполнена А. А. Гончаровым. При определении применяли микроскоп Olimpus BH-2, рисунки делали с использованием рисовального аппарата. Альгологические пробы, использованные в данном исследовании, хранятся в гербарии Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН (VLA).



Десмидиевые водоросли, впервые приводимые для водоемов Камчатки.

1 — Cosmarium grantii, 2 — C. isthmium, 3 — C. ornatum, 4 — C. subcucumis, 5 — Cosmoastrum disputatum, 6 — Raphidiastrum navigiolum, 7 — Staurastrum arctiscon, 8 — S. forficulatum, 9 — S. inconspicuum, 10 — S. leptacanthum var. *borgei, 11 — S. ophiura, 12 — S. vestitum, 13 — Staurodesmus insignis, 14 — S. megacanthus* var. *scoticus, 15 — S. pachyrhynchus* var. *convergens, 16 — Xanthidium smithii* var. *octocorne*. Масштабная линейка — 10 мкм.

В процессе исследования выявлены новые для территории России и Камчатки виды десмидиевых водорослей. Ниже приведен их список, в котором роды и виды расположены в алфавитном порядке. Распространение десмидиевых водорослей на территории России дано по сводке Г. М. Паламарь-Мордвинцевой (1982), в других случаях приведены соответствующие ссылки.

Cosmarium grantii Roy et Biss. 30.0—37.5 мкм дл., 17.5—25.0 мкм шир., перешеек 15.0 мкм, 17.5 мкм толщ. (см. рисунок, *1*). Вид впервые указывается для России.

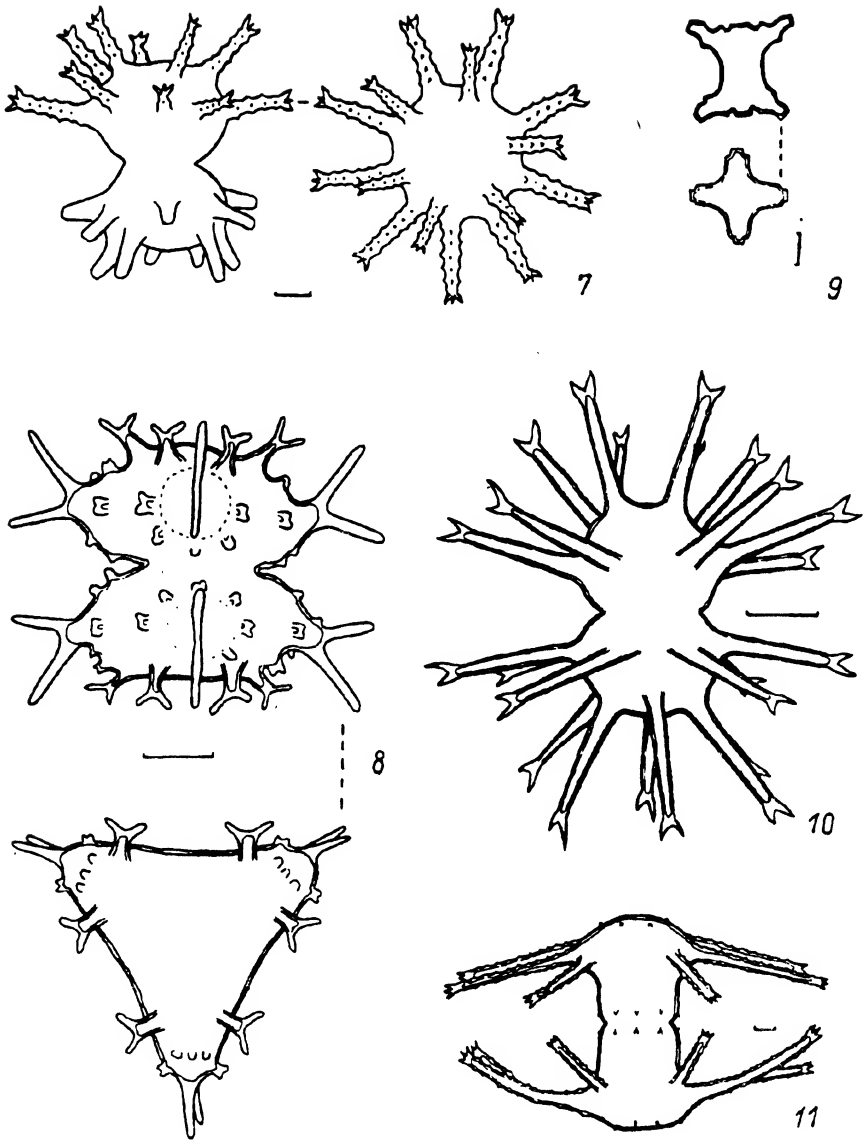


Рисунок (*продолжение*).

C. isthmium West. 45.0 мкм дл., 25.0—30.0 мкм шир., перешеек 10.0—12.0 мкм (см. рисунок, *2*). Вид впервые приводится для северо-востока Азии. Известен из северо-западных районов России.

C. ornatum Ralfs. 37.5 мкм дл., 37.5 мкм шир., перешеек 10.0—12.0 мкм, 22.5 мкм толщ. (см. рисунок, *3*). Вид широко распространен в западных районах России. На Дальнем Востоке приводился для Приморского края (Кухаренко, 1989) и Курильских о-вов.

C. subcucumis Schmidle. 75.0 мкм дл., 50.0 мкм шир., перешеек 17.5 мкм, 30.0 мкм толщ. (см. рисунок, *4*). Ранее вид не приводился для восточных районов России, однако указывался для Аляски (Prescott et al., 1981).

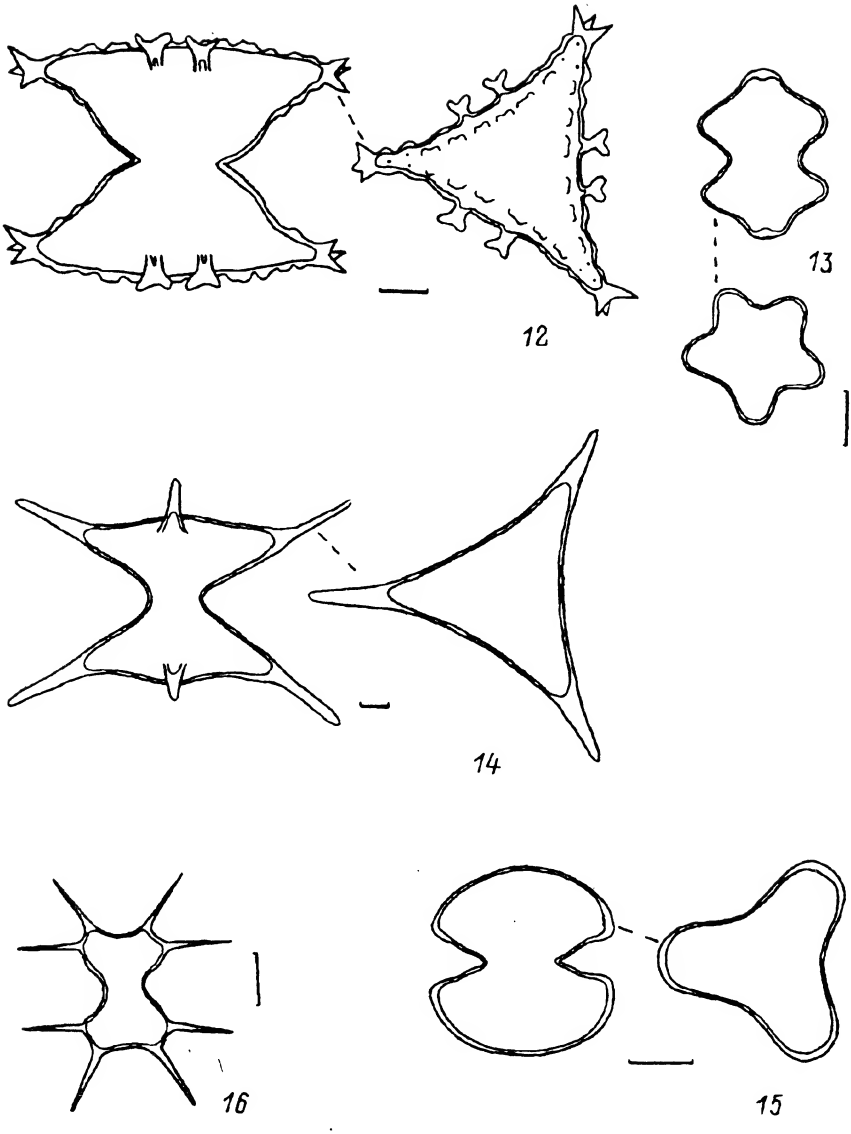


Рисунок (*продолжение*).

Cosmoastrum dispitatum (W. et G. S. West) Pal.-Mordv. 22.5 мкм дл., 22.5—25.0 мкм шир., перешеек 7.5 мкм (см. рисунок, *5*). Вид впервые приводится для северо-востока Азии. Известен из северо-западных районов России.

Raphidiastrum navigiolum (Grönbl.) Pal.-Mordv. Без шипов 47.5 мкм дл., 46.3 мкм шир., перешеек 20.0 мкм (см. рисунок, *6*). Вид впервые указывается для России.

Staurastrum arctiscon (Ehr.) Lund. Без отростков 62.5 мкм дл., 40—45 мкм шир., с отростками 65.0—82.5 мкм шир., перешеек 22.5 мкм (см. рисунок, *7*). Вид обычен в западных районах России, в Сибири, на юге российского Дальнего Востока (Кухаренко, 1989), на Аляске (Prescott et al., 1982).

S. forficulatum Lund. Без отростков 37.5 мкм дл., 50 мкм шир., с отростками 50 мкм дл., 62.5 мкм шир., перешеек 17.5 мкм (см. рисунок, *8*). В данной работе мы следовали точке зрения G. M. Prescott с соавт. (1982) на объем данного вида. Вид

широко распространен в западных и северо-западных районах России, также указывался для Курильских о-вов.

Наши образцы характеризуются более крепкими и длинными боковыми шипами, чем обычно указывается для данного вида и его разновидностей. Они имеют некоторое сходство с *Staurastrum furcatum* (Ehr.) Bréb. var. *pisciforme* (Turner) Irene-Marie (Irénée-Marié, 1939 : 329, pl. 55, *9*, *10*), однако последняя имеет бóльшие размеры. С нашей точки зрения, необходимо детальное изучение морфологической изменчивости *S. forficulatum*, *S. furcatum* и других близких видов как в природных популяциях, так и в условиях культуры для более точного определения границ этих таксонов.

S. inconspicuum Nordst. Без отростков 15.0 мкм дл., 11.5 мкм шир., с отростками 15.0—16.5 мкм дл., 15.0—18.0 мкм шир., перешеек 5.0—7.0 мкм (см. рисунок, *9*). Вид широко распространен на территории России, однако на Дальнем Востоке указывался только для Курильских о-вов. Приводился для Аляски (Prescott et al., 1982).

S. leptacanthum Nordst. var. *borgei* Föster. Без отростков 35.0—40.0 мкм дл., 45.0 мкм шир., с отростками 75.0 мкм дл., 68.0 мкм шир., перешеек 16.3 мкм (см. рисунок, *10*). Ранее для России указывалась только типовая разновидность этого вида. Согласно диагнозу (Förster, 1969 : 86, pl. 59 : 4—6), var. *borgei* отличается от нее бóльшим числом отростков, 9 из которых расположены на средних углах полуклеток и 6 — на апикальных.

S. ophiura Lund. 75.0 мкм дл., 140 мкм шир. с отростками, перешеек 21.5 мкм (см. рисунок, *11*). Вид широко распространен.

S. vestitum Ralfs. 37.5 мкм дл., 55.0 мкм шир., перешеек 13.8 мкм (см. рисунок, *12*). Вид широко распространен на территории России, в том числе в Сибири и на Дальнем Востоке (Кухаренко, 1989).

Staurodesmus insignis (Lund.) Teil. 31.3 мкм дл., 25.0 мкм шир., перешеек 12.5 мкм (см. рисунок, *13*). Вероятно, данный таксон не является редким на российском Дальнем Востоке, поскольку он указывается для Японии и обнаружен нами в водоемах Приморского края.

S. megacanthus (Lund.) Thunm. var. *scoticus* (West) Lillier. Без шипов 30.0 мкм дл., 23.3 мкм шир., с шипами 64.0 мкм шир., перешеек 8.8 мкм (см. рисунок, *14*). Разновидность приводилась только для западных районов России.

S. pachyrhynchus (Nordst.) Teil. var. *convergens* (Racib.) Teil. 31.3 мкм дл., 31.3 мкм шир., перешеек 17.5 мкм (см. рисунок, *15*). Разновидность известна из северо-западных районов России.

Xanthidium smithii Arch. var. *octocorne* (Ehr.) Pal.-Mordv. Без шипов 20 мкм дл., 13.0 мкм шир., с шипами 37.5 мкм дл., 37.5 мкм шир., перешеек 7.5 мкм (см. рисунок, *16*). Разновидность широко распространена на территории России, в том числе в водоемах Сибири и Дальнего Востока.

Авторы выражают благодарность С. Ю. Гришину (БПИ ДВО РАН) за помощь в проведении полевых исследований на Камчатке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еленкин А. А. Пресноводные водоросли Камчатки // Камчатская экспедиция Ф. П. Рябушинского. Бот. отд. 2. М., 1914. С. 3—402.

Кухаренко Л. А. Обзор альгологических исследований на Дальнем Востоке // Споровые растения советского Дальнего Востока. Владивосток, 1974. С. 5—16.

Кухаренко Л. А. Пресноводные водоросли Приморского края. Владивосток, 1989. 142 с.

Медведева Л. А., Баринова С. С. Альгологические исследования на Дальнем Востоке (обзор 1971—1986 гг.) // Криптогамические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1990. С. 4—22.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Т. 11 (2). *Chlorophyta*: *Conjugatophyceae*, *Desmidiales* (2). Л., 1982. 620 с.

Croasdale H. T. Freshwater algae of Alaska. I. Some desmids from the interior // Farlowia. 1955. Vol. 4. N 4. P. 513—565.

Croasdale H. T. Freshwater algae of Alaska. I. Some Desmids from the interior. Pt 2: *Actinotaenium*, *Micrasterias* and *Cosmarium* // Trans. American Microsc. Soc. 1956. Vol. 75. P. 1—70.

Croasdale H. T. Freshwater algae of Alaska. I. Some Desmids from the interior. Part 3: *Cosmarieae* concluded // Trans. American Microsc. Soc. 1957. Vol. 76. P. 116—158.

Croasdale H. T. Freshwater algae of Alaska. II. Some new forms from the plankton of Karluk Lake // Trans. American Microsc. Soc. 1958. Vol. 77. N 1. P. 31—35.

Croasdale H. T. Freshwater algae of Alaska. III. Desmids from the cape Thompson area // Trans. American Microsc. Soc. 1962. Vol. 81. N 1. P. 12—42.

Förster K. Amazonische Desmidieen. 1. T. Areal Suntarém // Amazonia. 1969. Vol. 2. P. 5—116.

Hirano M. Desmids of Arctic Alaska // Contr. biol. Lab. Kyoto Univ. 1968. Vol. 21. P. 1—53.

Iréneé-Marié Fr. Flore desmidiale de la région de Montréal. La Praire, 1939. 547 p.

Okada Y. Preliminary notes on desmids in the Northern Kurile Islands // Bull. Biogeogr. Soc. Jap. 1934a. Vol. 4. N 4. P. 351—365.

Okada Y. The desmid-flora of the Northern Kurile Islands // J. Imp. Fish. Inst. 1934b. Vol. 33. N 3. P. 107—121.

Okada Y. Desmids from the Sinsiru Island in the Middle Kuriles // J. Imp. Fish. Inst. 1939. Vol. 33. N 2. P. 107—121.

Petersen J. B. Algae collected by Eric Hulten at the Swedesh Kamtchatka expedition 1920—1922, especially from hot springs // Danske Vid. Selesk. Biol. Medd. 1946. Vol. 20. N 1. P. 1—127.

Prescott G. M., Croasdale H. T., Vinyard W. C., Bicudo C. E. de M. A synopsis of North American desmids. Pt II. *Desmidiaceae*: *Placodermae*, Sec. 3. Lincoln; London, 1981. 720 p.

Prescott G. M., Bicudo C. E. de M., Vinyard W. C. A synopsis of North American desmids. Part II. *Desmidiaceae*: *Placodermae*, Sec. 4. Lincoln; London, 1982. 700 p.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 11 IV 1997

SUMMARY

16 species of the genera *Cosmarium*, *Cosmoastrum*, *Raphidiastrum*, *Staurastrum*, *Staurodesmus* and *Xanthidium* were revealed for the first time in Kamchatka. Three species (*Cosmarium grantii*, *Raphidiastrum navigiolum*, *Staurodesmus insignis*) and one variety (*Staurastrum leptacanthum* var. *borgei*) are reported for the first time for Russia. Morphological and geographical notes are given. All species are illustrated.

УДК 582.29 : 581.9 (571.56)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 4

© Л. Н. Порядина

ЛИШАЙНИКИ ТОМПОНСКОГО УЛУСА ЯКУТИИ

L. N. PORYADINA. LICHENS OF TOMPONSKIY ULUS OF YAKUTIA

Обобщены данные о флоре лишайников Томпонского улуса Якутии. Приведен список с указанием местообитания 208 видов лишайников. Проведен систематический анализ лихенофлоры, которая характеризуется как бореальная со значительным присутствием монтанных лишайников, что отражает ее географическое положение. Один вид является новым для Азии, 4 — новыми для России. Впервые для Якутии зарегистрированы 54 вида лишайников, для Томпонского улуса — 157 видов.

Ключевые слова: лихенофлора, Якутия, Томпонский улус, список видов.

Территория Томпонского улуса почти целиком расположена в пределах Верхоянского хребта, простираясь примерно на 200 км по долготе и на 215 км по широте (Куваев, Самарин, 1961). Преобладающим типом рельефа является среднегорный с абсолютными высотами от 1400—1500 до 1800 м (Русанов и др., 1967). Для климата

характерна резкая континентальность, которая проявляется в очень низких зимних и высоких летних температурах воздуха, в малом количестве атмосферных осадков, выпадающих главным образом в теплый период года (Сивцева и др., 1990).

На территории Якутии распространены две группы типов растительности: арктическая (26 %) и бореальная (74 %). По высокогорьям арктическая растительность внедряется в пределы бореальной области (Андреев и др., 1987). В Томпонском улусе бореальная растительность представлена северотаежными и горными лесами. Господствующей породой является лиственница Каяндера *Larix cajanderi* Mayr. Лиственничные леса, преимущественно редкостойные, отличаются крайне однообразным составом древостоя. Чозения *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. и тополь душистый *Populis suaveolens* Fisch. образуют рощи на песчано-галечниковых наносах в долинах рек. Береза плосколистная *Betula platyphylla* Sukacz. встречается спорадически как примесь в лесах и по долинам рек. В лиственничных лесах обычно развит подлесок из березы растопыренной *B. divaricata* Ledeb. и березы тощей *B. exilis* Sukacz., кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel, различных видов ив, душекии кустарниковой *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, рододендрона Адамса *Rhododendron adamsii* Rehd. и рододендрона мелколистного *R. parvifolium* Adam., багульника болотного *Ledum palustre* L. В долинах рек и межгорных впадинах отмечаются лиственничные леса с более или менее сомкнутым древостоем с брусникой *Vaccinium vitis-idaea* L. и ивой Бебба *Salix bebbiana* Sarg. (Караваев, 1958). Ель *Picea obovata* Ledeb. и сосна *Pinus sylvestris* L. отсутствуют.

Сложный горный рельеф северо-восточной Якутии обусловливает хорошо выраженную вертикальную поясность. Б. А. Юрцев (1968) для Восточного Верхоянья отмечает следующую высотную поясность растительности.

1. Пояс горной северотаежной растительности (лесной пояс). Находится ниже 1000—1100 м над ур. м.

2. Подгольцовый пояс (1100—1550 м над ур. м.).

3. Гольцово-тундровый пояс простирается от верхней границы редколесий до вершин.

Лесной пояс занимает нижние части горных склонов, являясь продолжением редкостойных северотаежных лесов. Здесь преобладают лишайниковые и мохово-лишайниковые лиственничные редколесья, очень часто с кедровым стлаником. Леса, постепенно уступая место кустарникам, переходят в горные тундры, а последние — в горные арктические пустыни (Северная Якутия, 1962).

Первые ботанические сборы из Томпонского улуса были сделаны И. Д. и И. П. Черскими в 1893 г. Собранные ими растения хранятся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Кильдюшевский, 1966). В гербарии Якутского института биологии СО РАН хранятся образцы лишайников (94 вида) из Томпонского улуса, собранные в разные годы В. Б. Куваевым, Л. А. Добрецовой, В. П. Ивановой, В. И. Перфильевой и определенные ими же, а также В. П. Савичем и К. А. Рассадиной. Различное число видов лишайников приведено для Томпонского улуса в работах А. Н. Окснера (1939, 1940), В. А. Шелудяковой (1948), В. Б. Куваева (1956, 1960), Л. А. Добрецовой (1957, 1959), И. Д. Кильдюшевского (1960), В. Б. Куваева, В. П. Самарина (1961), Ю. В. Рыковой (1976, 1980). Таким образом, до настоящего времени для Томпонского улуса было известно 120 видов лишайников.

Изучение лихенофлоры Томпонского улуса проводилось мною в 1993 и 1996 гг. в районе Скалистого и Оганьинского хребтов Верхоянья, в долинах рек Атмоле, Кюрбелях, Восточная Хандыга, Суп, Долгочан. Были обследованы различные типы лиственничных редколесий, ивово-чозениевые приречные леса, горные разнотравно-лишайниковые и эпилитнолишайниковые тундры. При этом было выявлено 208 видов лишайников из 80 родов и 27 семейств.

В приведенном далее списке семейства расположены по системе J. Poelt (1973), а виды в пределах рода — в алфавитном порядке. Для каждого вида указана приуроченность к лесному (**1**) либо высокогорному (**2**) поясу.

Arthoniales. *Arthoniaceae* Reichenb.: *Arthonia arthonioides* (Ach.) A. L. Sm. — **1**.

Opegraphaceae Stizb. ex Tuck.: *Opegrapha abscondita* Th. Fr. — **2**.

Chrysothricaceae Zahlbr.: *Chrysothrix candelaris* (L.) Laundon — **2**.

Verrucariales. *Verrucariaceae* Eschw.: *Polyblastia muralis* (Hepp) Oxn. — **2**; *P. papularis* (Fr.) Serv. — **2**.

Caliciales. *Caliciaceae* Fée: *Calicium abietinum* Pers. — **1**; *C. corynellum* (Ach.) Ach. — **2**; *Chaenotheca furfuracea* (L.) Tibell — **2**.

Ostropales. *Thelotremataceae* Zahlbr: *Diploschistes bryophilus* (Ehrh.) Zahlbr. — **1**; *D. bryophilus* f. *iridiatus* Lett. — **1**.

Graphidales. *Gyalectaceae* Zahlbr.: *Petractis clausa* (Hoffm.) Krempelh. — **1**.

Lecanorales. *Lichinaceae* Nyl.: *Psorotichia schaereri* (Massal.) Arnold — **1**.

Peltigeraceae Dumort.: *Peltigera aphthosa* (Massal.) Willd. var. *aphthosa* — **1**; *P. aphtosa* var. *variolosa* (Massal.) Thoms. — **1**; *P. canina* (L.) Willd. — **1**; *P. canina* f. *spongiosa* Tuck. — **1**; *P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln. em Dombr. — **1**; *P. malacea* (Ach.) Funck. — **1**; *P. malacea* f. *crispa* Gyeln. — **1**; *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm. — **1**; *P. polydactyla* f. *hymeniana* (Ach.) Flot. — **1**; *P. rufescens* (Weis.) Humb. var. *rufescens* — **1**.

Lecideaceae Chev.: *Fuscidea kochiana* (Hepp) V. Wirth et Vězda — **2**; *F. mollis* (Wahlenb.) V. Wirth et Vězda — **2**; *Trapeliopsis granulosa* (Hoffm.) Lumbsch. — **1**; *T. viridescens* (Schrad.) Coppins et P. James — **1**; *T. wallrothii* (Flk. ex Spreng.) H. Hertel et G. Schneider — **1**; *Porpidia albocoerulescens* (Wulf.) Hertel et Knoph — **1**; *P. cinereoatra* (Ach.) Hertel et Knoph — **2**; *P. crustulata* (Ach.) Hertel et Knoph — **2**; *P. flavocoerulescens* (Hornem.) Hertel et Schwab. — **2**; *P. macrocarpa* (DC.) Hertel et Schwab. — **1**; *Lecidella anomaloides* (Massal.) Hertel et Kilias — **2**; *L. carpathica* Koerb. — **1**; *L. euphorea* (Flk.) Hertel — **1**; *L. stigmatea* (Ach.) Hertel et Leuckert — **2**; *Lecidea atrobrunnea* (Ram.) Schaer. — **1, 2**; *L. atrocarpa* (Ach.) Ach. — **2**; *L. fuscoatra* (L.) Ach. — **1**; *L. hypnorum* Lib. — **1**; *L. lapicida* (Ach.) Ach. — **1**; *L. leucophaea* (Flk. ex Rabenh.) Nyl. — **2**; *L. paupercula* Th. Fr. — **1**; *L. plana* (J. Lahm in Körb.) Nyl. f. *ecrustaceae* Vain. — **1**; *L. turgidula* Fr. — **1**; *Adelolecia pilati* (Hepp) Hertel et Hafellner — **2**; *Amygdalaria panaeola* (Ach.) Hertel et Brodo — **2**; *Carbonea vorticosa* (Flk.) Hertel — **2**; *Schaereria tenebrosa* (Flot.) Hertel et Poelt — **2**; *Tremolecia atrata* (Ach.) Hertel — **2**; *Placynthiella uliginosa* (Schrad.) Coppins et P. James — **1**; *Psora lurida* (Dill. in With.) DC. in Lam. et DC. — **2**; *P. rubiformis* (Ach.) Hook. — **2**; *Mycoblastus sanguinarius* (L.) Norm. — **1**; *Catillaria subnitida* Hellb. — **2**; *Bacidia trachona* (Ach.) Lettau — **2**; *Catocarpon alpicola* (Hepp) Arnold — **1, 2**; *C. badioatrum* (Flk.) Arnold — **1, 2**; *C. cinereovirens* (Müll. Arg.) Oxn. — **2**; *C. hochstetteri* (Koerb.) Oxn. — **1, 2**; *C. norvegicum* (Räs.) Havaas. — **1, 2**; *C. polycarpon* (Hepp) Arnold — **2**; *Rhizocarpon concentricum* (Dav.) Vain. — **2**; *R. distinctum* Th. Fr. — **2**; *R. geographicum* (L.) DC. — **1, 2**; *R. grande* (Flk. in Flot.) Arnold — **1, 2**; *R. lavatum* (Ach. ex Fr.) Hazslin. — **1, 2**; *R. oederi* (Web.) Koerb. — **2**; *R. plicatile* (Leight.) A. L. Sm. — **1, 2**; *R. postumum* (Nyl.) Th. Fr. — **1**; *R. reductum* Th. Fr. — **2**; *R. riparium* Räs. — **1**; *Miriquidica garovaglii* (Schaer.) Hertel et Rambold — **2**.

Lecanoraceae Fée: *Tephromela aglaea* (Sommerf.) Hertel et Rambold — **2**; *T. armeniaca* (DC.) Hertel et Rambold — **2**; *T. atra* (Huds.) Hafellner — **1**; *Protoparmelia badia* (Hoffm.) Hafellner — **2**; *Lecanora argentata* (Ach.) Malme — **1**; *L. intricata* (Schrad.) Ach. — **1**; *L. chlarona* (Ach.) Nyl. — **1**; *L. epibryon* (Ach.) Ach. — **1**; *L. fuscescens* (Sommerf.) Nyl. — **1**; *L. hypopta* (Th. Fr.) Vain. — **1**; *L. polytropa* (Ehrh.) Rabenh. var. *polytropa* — **1, 2**; *L. polytropa* var. *polytropella* (Nyl.) Vain. — **1**; *L. pulicaris* (Pers.) Ach. — **1**; *L. symmicta* (Ach.) Ach. — **1**; *L. umbrina* (Ehrh.) Rohl. — **1**; *Placopsis gelida* (L.) Nyl. — **1**; *Haematomma ventosum* (L.) Massal. — **2**.

Aspiciliaceae ad int.:*Hymenelia lacustris* (With.) Choisy — **1**; *Aspicilia asiatica* (H. Magn.) Oxn. — **2**; *A. caesiocinerea* (Nyl. in Malbr.) Arnold — **1**; *A. cinerea* (L.) Koerb. — **1, 2**; *A. cupreogrisea* (Th. Fr.) Hue — **2**; *A. lapponica* (Zahlbr.) Oxn. — **1, 2**; *A. morioides* Blombg. in Arnold — **2**; *A. obscurata* (Fr.) Arnold — **2**.

Parmeliaceae Eschw. et Essl.: *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl. — **1**; *P. hyperopta* (Ach.) Arnold — **1**; *Imshaugia aleurites* (Ach.) S. L. F. Meyer — **1**; *Melanelia olivaceae* (L.) Essl. — **1**; *M. panniformis* (Nyl.) Essl. — **2**; *M. sorediata* (Ach.) Goward et Ahti — **2**; *Neofuscelia pulla* (Ach.) Essl. — **1**; *Parmelia omphalodes* (L.) Ach. f. *omphalodes* — **1, 2**; *P. sulcata* Tayl. — **1**; *Xanthoparmelia somloënsis* (Gyeln.) Hale — **2**; *Arctoparmelia centrifuga* (L.) Hale — **2**; *A. incurva* (Pers.) Hale f. *laxata* (Pers.) Hale — **2**; *A. separata* (Th. Fr.) Hale — **1**; *Cetraria commixta* (Nyl.) Th. Fr. — **1**; *C. ericetorum* Opiz — **1**; *C. hepatizon* (Ach.) Vain. — **2**; *C. islandica* (L.) Ach. — **1, 2**; *C. laevigata* Rassad. — **1, 2**; *Tuckermannopsis sepincola* (Ehrh.) Hale — **1**; *Vulpicida juniperinus* (L.) J.-E. Mattson et Lai — **2**; *V. pinastri* (Scop.) J.-E. Mattson et Lai — **1**; *V. tilesii* (Ach.) J.-E. Mattson et Lai — **1, 2**; *Allocetraria cucullata* (Bellardi) Randl. et Saag — **1**; *A. nivalis* (L.) Randl. et Saag — **1, 2**; *Dactylina arctica* (Richards.) Nyl. — **1, 2**; *Evernia esorediosa* (Müll. Arg.) Du Rietz — **1**; *E. mesomorpha* Nyl. — **1**; *Pseudephebe minuscula* (Nyl. ex Arnold) Brodo et D. Hawksw. — **1, 2**; *P. pubescens* (L.) Choisy — **2**; *Brodoa intestiniformis* (Vill.) Goward — **1**; *Hypogymnia austerodes* (Nyl.) Räs. — **1**; *H. bitteri* (Lynge) Anti f. *bitteri* — **1**; *H. bitteri* f. *glauca* (Bitt.) Rassad. — **1**; *H. bitteri* f. *erumpens* (Hillm.) Rassad. — **1**; *H. physodes* (L.) Nyl. — **1**.

Alectoriaceae (Hue) Tomas: *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Massal. — **2**; *Bryoria simplicior* (Vain.) Brodo et D. Hawksw. — **1**; *B. tenuis* (Dahl.) Brodo et D. Hawksw. — **1**.

Ramalinaceae Ag.: *Ramalina capitata* (Ach.) Nyl. ex Cromb. — **2**.

Stereocaulaceae Chev.: *Stereocaulon alpinum* Laur. — **2**; *S. paschale* (L.) Ach. — **1, 2**; *S. saxatile* H. Magn. — **2**; *S. tomentosum* Fr. — **1, 2**; *S. vesuvianum* Pers. — **2**; *S. wrightii* Tuck. — **2**; *Pilophorus cereolus* (Ach.) Th. Fr. — **1**.

Cladoniaceae Reichenb.: *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer. — **1, 2**; *C. cariosa* (Ach.) Spreng. — **1**; *C. carneola* (Fr.) Fr. — **1**; *C. cenotea* (Ach.) Schaer. f. *cenotea* — **1**; *C. cenotea* f. *exaltata* Nyl. — **1**; *C. chlorophaea* (Flk.) Spreng. — **1**; *C. coccifera* (L.) Willd. — **1**; *C. coniocraea* (Flk.) Spreng. — **1, 2**; *C. cornuta* (L.) Hoffm. f. *cornuta* — **1**; *C. cornuta* f. *phyllotoca* (Flk.) Arnold — **1**; *C. deformis* (L.) Hoffm. f. *deformis* — **1**; *C. deformis* f. *cornuta* (Torss.) Vain. — **1**; *C. deformis* f. *ochrocarpia* (Torss.) Vain. — **1**; *C. fimbriata* (L.) Fr. — **1**; *C. gracilis* (L.) Willd. var. *gracilis* — **1, 2**; *C. gracilis* var. *gracillima* Norrl. — **1**; *C. libifera* Savicz — **1**; *C. macroceras* (Delise) Ahti var. *macroceras* — **1**; *C. macroceras* var. *nigripes* (Nyl.) Trass — **1**; *C. pleurota* (Flk.) Schaer. — **1**; *C. pyxidata* (L.) Hoffm. — **1**; *C. rei* Schaer. — **1**; *C. uncialis* (L.) Wigg. — **1**; *C. verticillata* (Hoffm.) Schaer. — **1**; *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb. — **1, 2**; *C. rangiferina* (L.) Harm. — **1, 2**; *C. stellaris* (Opiz) Brodo — **1, 2**.

Baeomycetaceae Fée: *Baeomyces carneus* (Retz.) Flk. — **1**; *B. rufus* (Huds.) Rebent. — **1**; *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr. — **1**.

Siphulaceae Reichenb.: *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Ach. ex Schaer. — **1, 2**.

Umbilicariaceae Fée: *Umbilicaria caroliniana* Tuck. — **2**; *U. hyperborea* (Ach.) Hoffm. — **2**; *U. microphylla* (Laur.) Massal. — **2**; *U. torrefacta* (Lightf.) Schrad. var. *torrefacta* — **2**; *U. torrefacta* var. *erosa* (Ach.) Oxn. — **2**; *U. vellea* (L.) Ach. — **1**; *Lasallia pensylvanica* (Hoffm.) Llano — **1**.

Acarosporaceae Zahlbr.: *Thelocarpon epibolum* Nyl. — **2**; *Sporastatia testudinea* (Ach.) Massal. — **1**; *Sarcogyne regularis* Koerb. em Oxn. — **2**; *Acarospora cervina* Massal. — **2**; *A. impressula* Th. Fr. var. *impressula* — **1**; *A. impressula* var. *hospitans* (Magn.) Clauz. et Roux — **1**; *A. nitrophila* H. Magn. — **1**; *A. suprasedens* H. Magn. — **2**.

Pertusariaceae Koerb.: *Pertusaria chiodectonoides* Bagl. — **2**; *P. excludens* Nyl — **2**; *P. lactea* (L.) Arnold — **2**; *P. leptophora* Nyl. — **1**; *P. velata* (Turn.) Nyl. — **2**.

Candelariaceae Hakul.: *Candelaria concolor* (Dicks.) Stein ap. Cohn — **1**; *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. — **2**; *C. vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg. — **2**; *C. xanthostigma* (Pers.) Lett. — **1**.

ТАБЛИЦА 1

Соотношение семейств по числу видов и родов

Место во флоре по числу видов	Семейства	Число видов		Число родов
		абсолютное	%	
1	*Lecideaceae*	51	24.5	18
2	*Parmeliaceae*	33	15.8	16
3	*Cladoniaceae*	21	10.1	2
4	*Physciaceae*	18	8.7	6
5	*Lecanoraceae*	16	7.7	5
6	*Aspiciliaceae*	8	3.8	2
7—8	*Stereocaulaceae*	7	3.4	2
7—8	*Acarosporaceae*	7	3.4	4
9—10	*Peltigeraceae*	6	2.9	1
9—10	*Umbilicariaceae*	6	2.9	2
11—12	*Pertusariaceae*	5	2.4	1
11—12	*Telochistaceae*	5	2.4	2
13	*Candelariaceae*	4	1.9	2
14—16	*Caliciaceae*	3	1.4	2
14—16	*Alectoriaceae*	3	1.4	2
14—16	*Baeomycetaceae*	3	1.4	2
17	*Verrucariaceae*	2	0.9	1
18—27	*Arthoniaceae*	1	0.5	1
18—27	*Opegraphaceae*	1	0.5	1
18—27	*Chrysothricaceae*	1	0.5	1
18—27	*Thelotremataceae*	1	0.5	1
18—27	*Gyalectaceae*	1	0.5	1
18—27	*Lichinaceae*	1	0.5	1
18—27	*Ramalinaceae*	1	0.5	1
18—27	*Siphulaceae*	1	0.5	1
18—27	*Micareaceae*	1	0.5	1
18—27	*Agyriaceae*	1	0.5	1
Всего	27	208	100	80

Telochistaceae Zahlbr.: *Caloplaca holocarpa* (Hoffm.) Wade — **1**; *Xanthoria candelaria* (L.) Arnold — **1**; *X. elegans* (Link) Th. Fr. — **1**; *X. fallax* (Hepp) Arnold — **2**; *X. sorediata* (Vain.) Poelt — **1**.

Physciaceae Zahlbr.: *Buellia badia* (Fr.) Massal. — **2**; *B. punctata* (Hoffm.) Massal. — **1**; *B. schaereri* De Not. — **1**; *B. stigmatea* (Ach.) Koerb. — **2**; *Diplotomma ambiguum* (Ach.) Flagey — **1**; *Rinodina cacuminum* (Th. Fr.) Malme — **1**; *R. demissa* (Flk.) Arnold — **1**; *R. milvina* (Wahlenb.) Th. Fr. — **1**; *R. pyrina* (Ach.) Arnold — **1**; *R. sophodes* (Ach.) Massal — **1**; *Phaeophyscia sciastra* (Ach.) Moberg — **1**; *Physcia adscendens* (Fr.) Oliv. em. Bitt. — **1**; *P. albinea* Malme — **1**; *P. caesia* (Hoffm.) Fürnr. — **1**; *P. dubia* (Hoffm.) Lett. — **1, 2**; *P. phaea* (Tuck.) Thoms. — **1**; *Physconia distorta* (With.) Laundon — **1**; *P. muscigena* (Ach.) Poelt — **1**.

Micareaceae Vězda: *Scoliciosporum umbrinum* (Ach.) Arnold — **1**.

Agyriaceae Corda: *Xylographa abietina* (Pers.) Zahlbr. var. *abietina* — **1**; *X. abietina* f. *pallens* (Nyl.) Zahlbr. — **1**.

Из приведенного списка вид *Opegrapha abscondita* является новым для Азии, виды *Arthonia arthonioides*, *Petractis clausa*, *Acarospora suprasedens*, *Diplotomma ambiguum* — новыми для России. Для Якутии впервые приведены 54 вида лишайников, для Томпонского улуса — 157 видов.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение крупных (по числу видов) родов

Род	Число видов		Род	Число видов	
	абсолютное	%		абсолютное	%
Cladonia	18	8.7	*Stereocaulon*	6	2.9
Rhizocarpon	10	5	*Porpidia*	5	2.4
Lecanora	10	5	*Cetraria*	5	2.4
Lecidea	9	4.3	*Umbilicaria*	5	2.4
Aspicilia	7	3.4	*Pertusaria*	5	2.4
Peltigera	6	2.9	*Rinodina*	5	2.4
Catocarpon	6	2.9	*Physcia*	5	2.4

Таким образом, лихенофлора исследованной территории представлена 6 порядками: *Ostropales* (0.5 % от общего числа видов), *Graphidales* (0.5 %), *Verrucariales* (0.9 %), *Arthoniales* (1.4 %), *Caliciales* (1.4 %), *Lecanorales* (94.2 %). Два семейства: *Micareaceae* (0.5 %) и *Agyriaceae* (0.5 %), занимающие неясное систематическое положение, рассматриваются отдельно. Основу лихенофлоры составляют виды из пор. *Lecanorales* (196 видов).

Ведущими семействами являются *Lecideaceae* (51 вид), *Parmeliaceae* (33), *Cladoniaceae* (21), *Physciaceae* (18), *Lecanoraceae* (16), *Aspiciliaceae* (8), *Stereocaulaceae* (7), *Acarosporaceae* (7), 10 семейств содержат по 1 виду (табл. 1). К крупным по числу видов родам относятся *Cladonia* (18 видов), *Rhizocarpon* (10), *Lecanora* (10), *Lecidea* (9) и др. (табл. 2); 41 род представлен 1 видом.

Систематическая структура флоры обычно отражает ее региональную принадлежность (Толмачев, 1970). Бореальный характер лихенофлоры определяется ведущей ролью семейств *Cladoniaceae*, *Lecanoraceae*, *Peltigeraceae* и родов *Cladonia*, *Peltigera*, *Lecanora* и др. При проведении исследований 138 видов лишайников было зарегистрировано в лесном поясе, 99 — в высокогорном (см. список). Богатство видов в лесном поясе объясняется разнообразием микроэкотопов.

Таким образом, исходя из относительной роли ведущих семейств и родов, свойственных всей Голарктической области, флора лишайников Томпонского улуса может быть охарактеризована как бореальная лихенофлора со значительным присутствием монтанных лишайников, отражающим ее географическое положение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Н., Галактионова Т. Ф., Перфильева В. И., Щербаков И. П. Основные особенности растительного покрова Якутской АССР. Якутск, 1987. 156 с.

Добрецова Л. А. Корма и пастбища северных оленей в Томпонском районе ЯАССР // Докл. на VIII науч. сессии. Якутск, 1957. С. 16—24.

Добрецова Л. А. Растительность верховий р. Молы (Чаркы) (Томпонский район ЯАССР) // Науч. сообщ. ЯФ СО АН СССР. 1959. Вып. 2. С. 79—88.

Караваев М. Н. Конспект флоры Якутии. М.; Л., 1958. 192 с.

Кильдюшевский И. Д. Формирование растительности юго-восточной части Верхоянского хребта в разных условиях среды // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. Т. 5. С. 62—71.

Кильдюшевский И. Д. К флоре Верхоянского хребта // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.; Л., 1966. Вып. 6. С. 108—122.

Куваев В. Б. Растительность Восточного Верхоянья // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М., 1956. Вып. 2. С. 133—186.

Куваев В. Б. Закономерности распределения растительного покрова Западного Верхоянья // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. Т. 5. С. 72—84.

Куваев В. Б., Самарин В. П. Кормовые растения северного оленя в Томпонском районе Якутской АССР (Верхоянский хребет) // Материалы по растительности Якутии. Л., 1961. С. 106—189.

Окснер А. М. Лишайники басейну рік Індігірки, Яни, Лени і Південного Прибайкалля. 1 // Журн. Інституту ботаніки АН УРСР. 1939. № 23 (31). С. 117—139.

Окснер А. М. Лишайники басейну рік Індігірки, Яни, Лени і Південного Прибайкалля. 2—4 // Бот. журн. АН УРСР. 1940. Т. 1. № 1. С. 77—100; № 2. С. 313—324; № 3—4. С. 31—57.

Русанов Б. С., Бороденкова З. Ф., Гончаров В. Ф. и др. Геоморфология Восточной Якутии. Якутск, 1967. 375 с.

Рыкова Ю. В. Распределение кустистых лишайников в Восточном Верхоянье // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. VII симп. Петрозаводск, 1976. С. 188—190.

Рыкова Ю. В. Распространение и запасы кустистых лишайников на северо-востоке Якутии // Растительность и почвы субарктической тундры. Новосибирск, 1980. С. 124—139.

Северная Якутия (физико-географическая характеристика) / Под ред. Я. Я. Гаккеля, Е. С. Короткевича. Л., 1962. С. 236—280.

Сивцева А. И., Мостахов С. Е., Дмитриева З. М. География Якутской АССР. Якутск, 1990. 167 с.

Толмачев А. И. О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1970. Т. 3. № 15. С. 62—74.

Шелудякова В. А. Растительность Верхоянского района Якутской АССР. Якутск, 1948. 68 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Poelt J. Classification // The Lichens. New York; London, 1973. P.559—632.

Якутский институт биологии СО РАН

Получено 5 II 1998

SUMMARY

The data on the flora of lichens of Tomponskiy Ulus of Yakutia are summarised. The list of 208 lichen species is presented with the indication of whether they grow in the forest or high mountain belts. The systematic analysis of lichenoflora is made. This lichenoflora is recognised as boreal one, with considerable predominance of mountain lichens determining its geographical location. One species, *Opegrapha abscondita* Th. Fr., is new for Asia, and the four species, *Arthonia arthoniodes* (Ach.) A. L. Sm., *Petractis clausa* (Hoffm.) Krempelh., *Acarospora suprasedens* H. Magn., *Diplotomma ambiguum* (Ach.) Flagey, are new for Russia. About 54 species of lichens are listed for Yakutia for the first time, and 157 species — for Tomponskiy Ulus.

УДК 582.33/34 : 581.9 (470.322)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 4

© Н. Н. Попова

МОХООБРАЗНЫЕ (*BRYOPHYTA*) ЛИПЕЦКОЙ ОБЛАСТИ

N. N. POPOVA. BRYOPHYTES OF LIPETSK REGION

Обобщены литературные сведения и гербарные материалы по бриофлоре Липецкой обл. На основе собственных исследований с учетом всех имеющихся данных составлен список мохообразных, включающий 215 видов и 7 разновидностей. Для каждого вида указана встречаемость, для редких видов приведены конкретные местонахождения, отмеченные на карте-схеме Липецкой обл.

Ключевые слова: мохообразные, флора, Липецкая область.

Территория Липецкой обл. контрастна в ландшафтном отношении, поскольку западная часть ее находится в пределах Среднерусской возвышенности, а восточная занимает Окско-Донскую равнину. Характерные черты Придонского известняково-карстового физико-географического района типичной лесостепи (Физико-географическое..., 1961), наибольшего по площади, обусловлены выходами девонских известняков. Их комплексообразующая роль проявляется во многих чертах рельефа, в своеобразии микроклимата, внутренних вод, почв, а также в формировании особых

растительных сообществ, богатых реликтовыми горно-степными видами, благодаря чему район носит еще одно наименование — Северо-Донской реликтовый район. Небольшие по площади известняковые урочища характеризуются значительным разнообразием растительных группировок; здесь сочетаются нагорные дубравы и березняки, кустарниковые, каменистые и злаково-разнотравные степи, петрофитные сообщества скальных обнажений и др. Наибольшей известностью пользуются урочища Галичья Гора, Морозова Гора, Плющань, Воргол, Быкова Шея, входящие в состав заповедника «Галичья Гора». В восточной части территории на надпойменных террасах р. Воронеж сосредоточены преобладающие площади лесов, в основном сосновых, с участием в древостое широколиственных пород. В понижениях между песчаными всхолмлениями нередки сфагновые болотца. Для заболоченных пойм многочисленных рек характерны черноольшаники и низинные болота. Водораздельные сфагновые болота известны лишь на юго-востоке Липецкой обл.

С открытием для ботанической науки в конце прошлого века В. Я. Цингером и Д. Н. Литвиновым скальных и горно-степных растений в долине р. Дон и его притоков было начато пристальное изучение флоры и растительности известняковых обнажений северо-западной части Липецкой обл., получившей название Северо-Донского реликтового района. Неоднократно посещая во время ботанических экскурсий Галичью гору, С. И. Ростовцев, Н. В. Цингер, С. Г. Навашин, В. И. Хитрово наряду с сосудистыми растениями собирали и мхи. Эти сборы, не носившие целенаправленного характера, сохранились до настоящего времени в мемориальном уголке С. Г. Навашина в Киевском государственном университете и были включены в сводку E. Zickendrath (1900) по мхам России (всего 16 видов, среди которых *Orthotrichum cupulatum*, *Homalothecium sericeum*, *Bryum algovicum*, *B. pallescens*).

В списке растений, собранных в окрестности г. Ельца (с. Трегубово, Морская, Пальна-Михайловка) Л. Грунером (1873), перечислены 36 видов мохообразных с указанием местонахождения и эколого-ценотической приуроченности. Из редких и интересных видов перечислены *Pogonatum urnigerum*, *Neckera pennata*, *Ditrichum flexicaule*, *Trichostomum crispulum* (последний вид указан в лесах, что для этого степного кальцефита не совсем обычно).

Специальные бриологические исследования отдельных известняковых урочищ Северо-Донского реликтового района были предприняты Н. В. Самсель (1968). Представленный ею подробный конспект бриофлоры включает 94 вида (из них для Липецкой обл. — 90). Знакомство с гербарными материалами, положенными в основу данного конспекта (заповедник «Галичья Гора», кафедра высших растений МГУ), позволило сделать некоторые уточнения: образец *Pseudoleskeella tectorum* относится скорее к *P. catenulata*, *Eurhynchium speciosum* — к *Brachythecium rutabulum*, *Pohlia longicollis* — к *P. cruda*, *Seligeria calcarea* в большинстве случаев оказался *S. pusilla*, а *Thuidium delicatulum* — *T. philibertii*. Весьма сомнительно и нахождение в Липецкой обл. *Bryum torquescens*, *Platydictya jungermannioides*, *Eurhynchium praelongum*, *Didymodon acutus*, но в списке они пока оставлены, так как с данными гербарными образцами ознакомиться не удалось.

В более позднее время сотрудниками заповедника «Галичья Гора» были существенно дополнены списки мхов по отдельным заповедным урочищам. В целом новыми для Липецкой обл. оказались: *Encalypta spathulata* (Григорьевская, 1974; указанные ею как новинки *Hygroamblystegium fluviatile* и *Pottia intermedia* оказались соответственно *Pseudoleskeella catenulata* и *Phascum cuspidatum*) и *Pohlia wahlenbergii* (Голицын, Данилов, 1977). По Северо-Донскому реликтовому району учтены также сборы Л. Н. Красноштановой (около 80 образцов) и А. А. Артамонова (около 20, среди которых такие редкие виды, как *Palustriella commutata*, *Preissia quadrata*).

Значительно меньше сведений по бриофлоре северо-восточной и восточной частей Липецкой обл. В материалах геоботанических исследований в бывшем Раненбургском уезде (села Урусово, Чемоданово, Свиридово, Соловая, Пителино) Н. М. Савичем (1928) по определениям А. А. Корчагина приведено и несколько видов мхов,

приуроченных к заболоченным лугам и ольшаникам (*Drepanocladus aduncus*, *Calliergonella cuspidata*, *Aulacomnium palustre*; всего 8 видов).

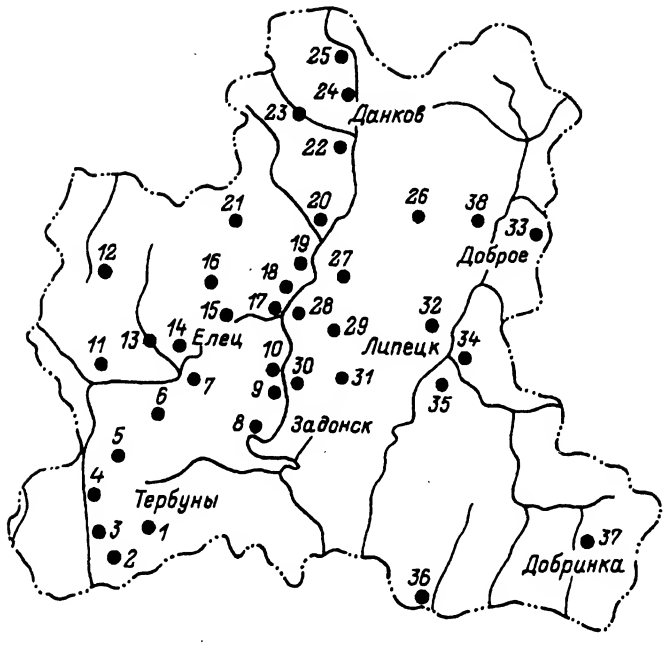
В геоботаническом отношении наиболее изученными на левобережье р. Воронеж (Окско-Донская равнина) оказались болотные экосистемы. Анализу флоры и растительности болот Липецкой обл. посвящено довольно большое число публикаций, однако не всегда содержащаяся в них информация пригодна для составления бриологических сводок. Зачастую приводятся лишь цифровые данные о видовом богатстве мохообразных, перечисляются характерные виды, входящие в ту или иную ассоциацию, представленную как на болотах Липецкой, так и Тамбовской или Воронежской областей. В ряде случаев в списках фигурируют виды, экология которых, по нашим многолетним наблюдениям, никак не соответствует болотной среде (*Pogonatum urnigerum*, *Polytrichum alpinum*, *Schistidium apocarpum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Campylium chrysophyllum*). На наш взгляд, маловероятно нахождение на болотах Липецкой обл. и таких видов, как *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum fuscescens*, *D. congestum*, *D. elongatum*, которые отмечаются как частые и причем на всех болотах (Хмелев, 1968). Гербарные же материалы весьма разрознены, а по большинству редких видов отсутствуют. Наиболее конкретные сведения о сфагновых мхах содержатся в статье С. В. Голицына (1966), где для Добринских болот перечислены *Sphagnum fallax*, *S. angustifolium*, *S. capilifolium*, *S. flexuosum*; в гербарии заповедника «Галичья Гора» имеются также собранные им и определенные Самсель образцы *S. cuspidatum*, *S. riparium*, *S. girgensohnii*, *S. teres*, *S. centrale*, *S. squarrosum*. К. Ф. Хмелевым (1970а,б) этот список для Добринских болот дополнен *S. subsecundum*, *S. platyphyllum*, а для Добровских болот указаны *S. fuscum*, *S. rubellum*.

Анализируя растительность сфагновых болот Окско-Донской равнины, Н. С. Камышев (1967, 1972) приводит и довольно подробные списки сфагнов для болот Добровского (14 видов), Усманского (7), Грязинского (3), Добринского (14 видов; из редких — *S. rubellum*, *S. russowii*, *S. balticum*, *S. warnstorfi* и др.) районов. При описании ассоциаций с участием клюквы мелкоплодной на болотах Добровского р-на Камышев (1974) кроме упомянутых сфагнов приводит *Polytrichum commune* и *P. strictum*. В гербарии заповедника «Галичья Гора» и кафедры биологии и экологии растений Воронежского государственного университета имеется около 30 частично определенных С. Н. Тюремновым, Н. В. Самсель образцов сфагновых мхов из Кривецкого, Яманского, Колодецкого (*S. papillosum* из новых видов) лесничеств, из болота Малей, Добринских болот (сборы С. В. Голицына, В. И. Данилова, А. Я. Григорьевской).

Таким образом, до начала наших исследований в бриофлоре Липецкой обл. было известно около 110 видов мохообразных. Ниже приводится список мохообразных, составленный на основе собственных сборов (1984—1996 гг.) и учета всех имеющихся материалов. К настоящему времени список включает в себя 215 видов и 7 разновидностей. Объем, расположение и номенклатура таксонов даны по работам М. С. Игнатова, О. М. Афониной (1992), Н. А. Константиновой с соавт. (1992); в отношении рода *Plagiothecium* принимается более узкая трактовка. Для каждого вида указана встречаемость (rr — очень редко, r — редко, p — местами, fq — часто, fqq — очень часто); для редких и интересных видов приведены конкретные местонахождения (см. рисунок). Для видов, известных только по литературе или сборам других коллекторов, дана соответствующая ссылка.

В Липецкой области обследовано около 70 локальных флор. Ниже приводится перечень тех местонахождений, которые отличаются наиболее богатой и своеобразной бриофлорой (см. рисунок).

1 — урочище (далее ур.) Тербунские песчаники в окр. с. Вторые Тербуны; *2* — ур. Синие Камни; *3* — ур. Романов лес в окр. с. Борки; *4* — ур. Апухтинские песчаники в окр. с. Апухтино Тербунского р-на; *5* — окр. с. Гущин колодезь; *6* — ур. Каменный лес в окр. с. Стегаловка Долгоруковского р-на; *7* — ур. Воронец Елецкого р-на; *8* — ур. Донские Беседы в окр. с. Паниковец Задонского р-на; *9* — окр. с. Липовка, долина р. Чичеры Елецкого р-на; *10* — заповедное ур. Галичья Гора Задонского р-на; *11* — ур. Ясенок в окр. с. Бараново; *12* — окр. с. Скородное Измалковского р-на; *13* — низовье р. Воргол; *14* —



Местонахождения редких и интересных видов мохообразных в Липецкой области.

Объяснения в тексте.

ур. Ходов лес в окр. г. Ельца; *15* — окр. с. Аргамач-Пальна Елецкого р-на; *16* — окр. с. Пальна-Михайловка Становлянского р-на; *17* — ур. Сокольская Гора Краснинского р-на; *17** (звездочки использованы для обозначения близко расположенных урочищ) — ур. Черкасские дворики Задонского р-на; *18* — ур. Бык; *19* — Плющань Краснинского р-на; *20* — низовье р. Красивой Мечи в окр. с. Курапово Лебедянского р-на; *21* — окр. с. Сотниково Краснинского р-на; *22* — ур. Крутовское в окр. с. Баловнево; *23* — окр. с. Вязовка; *24* — окр. с. Бигильдино; *25* — окр. г. Данкова Данковского р-на; *26* — окр. с. Сурки; *27* — ур. Павелка Лебедянского р-на; *28* — ур. Докторова Гора; *29* — заповедное ур. Быкова Шея; *30* — заповедное ур. Морозова Гора; *31* — окр. с. Рогожино Задонского р-на; *32* — окр. с. Кузьминские Отвержки в окр. г. Липецка; *33* — болота Карасевка и Сосновка Добровского р-на; *34* — болото Малей; *35* — торфоразработки в окр. с. Двуречки Липецкого р-на; *36* — Воронежский государственный заповедник; *36** — Яманский, Первомайский и Колодецкий заказники; *37* — болота Попово и Чепуково Добринского р-на; *38* — торфоразработки в окр. сел Махоново и Крутое Добровского р-на.

Pelliaceae: *Pellia endiviifolia* (Dicks.) Dum. — гг, *35*; *Pellia epiphylla* (L.) Corda — р, *34*, *35*, *36*.

Blasiaceae: *Blasia pusilla* L. — г, *38*.

Geocalycaceae: *Chylosciphus polyanthos* (L.) Corda — гг, *36*; *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum. — fq; *L. minor* Nees — р.

Plagiochilaceae: *Plagiochila porelloides* (Torrey ex Nees) Lindenb. — р, *9*, *13*, *19*, *25*.

Ptilidiaceae: *Ptilidium pulcherrimum* (G. Web.) Vain. — р.

Porellaceae: *Porella platyphylla* (L.) Pfeiff. — гг, *10*.

Radulaceae: *Radula complanata* (L.) Dum. — р.

Autoniaceae: *Mannia fragrans* (Balb.) Frye et Clark — гг, *29*.

Conocephalaceae: *Conocephalum conicum* (L.) Und. — гг, *13*.

Marchantiaceae: *Marchantia polymorpha* L. — р; *Preissia quadrata* (Scop.) Nees — гг, *38*.

Ricciaceae: *Riccia cavernosa* Hoffm. — гг, *36*, *37*; *R. fluitans* L. — гг, *36*, *37*; *R. glauca* L. — г, *7*.

Sphagnaceae: *Sphagnum angustifolium* (Russ. ex Russ.) C. Jens. — г, *33*, *36**, *37* (Голицын, 1966; Хмелев, 1968; Камышев, 1972); *S. balticum* (Russ.) Russ. ex C. Jens. — гг, *34*, *37* (Камышев, 1972); *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw. — гг, *37*; *S. centrale* C. Jens.

ex H. Arnell et C. Jens. — p; *S. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm. — rr, *37* (сборы С. В. Голицына, определения Н. В. Самсель); *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr. — p, *36*, *36**, *37*; *S. fimbriatum* Wils. in Wils. et Hook. f. — r, *34*, *37*; *S. flexuosum* Dozy et Molk. — r, *33*, *34*, *36*, *36**, *37*; *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr. — rr, *33* (Хмелев, 1970б; Камышев, 1972); *S. girgensohnii* Russ. — r, *33*, *36**, *37* (Камышев, 1972); *S. magellanicum* Brid. — r, *33*, *36**; *S. obtusum* Warnst. — r, *33*, *34*, *37*; *S. palustre* L. — r, *36*, *37*; *S. papillosum* Lindb. — rr, *36** (определение С. Н. Тюремнова); *S. riparium* Aongstr. — rr, *37*; *S. rubellum* Wils. — rr, *37* (Камышев, 1972); *S. russowii* Warnst. — rr, *33*, *37* (Камышев, 1972); *S. subsecundum* Nees ex Sturm — r, *33*, *36**, *37*; *S. squarrosum* Crome — p; *S. teres* (Schimp.) Aongst. ex Hartm. — p; *S. warnstorfii* Russ. — rr, *33* (Камышев, 1972).

Tetraphidiaceae: *Tetraphis pellucida* Hedw. — rr, *36*.

Polytrichaceae: *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. — fq; *A. tenellum* (Rohl.) Bruch et Schimp. in B. S. G. — rr, *36*; *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P. Beauv. — r, *13*, *17*, *21*, *30*; *Polytrichum commune* Hedw. — p; *P. juniperinum* Hedw. — fq; *P. longisetum* Sw. ex Brid. — p; *P. piliferum* Hedw. — fqq; *P. strictum* Brid. — r, *33*, *36*, *38*.

Funariaceae: *Funaria hygrometrica* Hedw. — fq; *Physcomitrium eurystomum* Sendtn. — p; *P.pyriforme* (Hedw.) Hampe — r, *20*.

Encalyptaceae: *Encalypta rhaptocarpa* Schwaegr. — p, *10*, *13*, *15*, *17*, *19*, *28*, *29*, *30*; *E. spathulata* C. Muell. — rr, *17*, *28*, *30*; *E. streptocarpa* Hedw. — rr, *13*; *E. vulgaris* Hedw. — p.

Pottiaceae: Astomum crispum (Hedw.) Hampe — p, *7*, *9*, *10*, *13*, *15*, *30*; *Barbula unguiculata* Hedw. — fqq; *Bryoerytrophyllum recurvirostre* (Hedw.) Chen — p, *10*, *13*, *17—19*, *30*; *Didymodon acutus* (Brid.) Saito — r (Самсель, 1968); *D. fallax* (Hedw.) Zander — p; *D. rigidulus* Hedw. — p; *D. tophaceus* (Brid.) Lisa — rr, *20*, *25*; *Gymnostomum calcareum* Nees et Hornsch. — rr, *13*; *Gyroweisia tenuis* (Hedw.) Schimp. — rr, *20*, *25*; *Phascum cuspidatum* Hedw. — p; *Pottia bryoides* (Dicks.) Mitt. — rr, *17**; *P. intermedia* (Turn.) Fuernr. — rr, *37*; *P. lanceolata* (Hedw.) C. Muell — rr, *10*, *13* (Самсель, 1968); *P. truncata* (Hedw.) Fuernr. — p; *Tortula mucronifolia* Schwaegr. — rr, *25*; *T. muralis* Hedw. var. *muralis* — p; *T. muralis var. aestiva* Hedw. — p; *T. ruralis* (Hedw.) Gaertn. et al. — fq; *Trichostomum crispulum* Bruch in F. Muell. (Грунер, 1873) — rr, *16*.

Grimmiaceae: *Schistidium apocarpum* (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. var. *apocarpum* — fq; *S. apocarpum* var. *confertum* (Funck) Moell. (Грунер, 1873) — rr, *15*, *23*; *S. strictum* (Turn.) Mart. — r, *1*, *4*, *5*, *6*, *19*, *30*; *Grimmia laevigata* (Brid.) Brid. — p, *1*, *3*, *4*, *6*; *G. montana* Bruch et Schimp. in B. S. G. (определение М. С. Игнатова) — rr, *4*; *G. muehlenbeckii* Schimp. — p, *4*, *5*, *6*, *26*, *32*; *G. ovalis* (Hedw.) Lindb. — rr, *13*; *G. pulvinata* (Hedw.) Sm. — p, *1*, *2*, *26*, *30*, *32*.

Seligeriaceae: *Seligeria calcarea* (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. — rr, *29*, *30*; *S. pusilla* (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. — r, *11*, *13*, *14*, *15*, *19*.

Fissidentaceae: *Fissidens bryoides* Hedw. var. *bryoides* — p; *F. bryoides* var. *marginatulus* Meln. — rr, *30*; *F. exiguus* Sull. — rr, *20*; *F. minutulus* Sull. — p; *F. taxifolius* Hedw. — p.

Orthotrichaceae: *Orthotrichum anomalum* Hedw. — p; *O. cupulatum* Brid. — rr, *10*; *O. obtusifolium* Brid. — p, *32**; *O. pumilum* Sw. — fq; *O. speciosum* Nees in Sturm — fq.

Ditrichaceae: *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. — fqq; *Distichium capillaceum* (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. — rr, *13*, *19*, *24*; *Ditrichum flexicaule* (Schwaegr.) Hampe — rr, *7*, *15* (Грунер, 1873).

Dicranaceae: *Dicranum bonjeanii* De Not. — r, *33*, *36*; *D. polysetum* Sw. — fq; *D. scoparium* Hedw. — fq; *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp. — p, *33*, *36*, *38*; *D. heteromalla* (Hedw.) Schimp. — p; *D. varia* (Hedw.) Schimp. — p; *Orthodicranum montanum* (Hedw.) Loeske — p; *O. flagellare* (Hedw.) Loeske — rr, *36*; *Paraleucobryum longifolium* (Hedw.) Loeske — rr, *1*, *3*, *6*.

Bryaceae: *Bryum algovicum* Sendtn. ex C. Muell. — r, *10*; *B. argenteum* Hedw. — **fqq**; *B. caespiticium* Hedw. — fqq; *B. capillare* Hedw. — fq; *B. creberrimum* Tayl. — **p**; *B. elegans* Nees ex Brid. (Самсель, 1968) — r; *B. funckii* Schwaegr. — p; *B. intermedium* (Brid.) Bland. — p, *10*, *13*, *19*, *23*; *B. pallens* (Brid.) Sw. ex Roehl. — r, *10*, *13*, *19*, *29*, *30*; *B. pallescens* Schleich. ex Schwaegr. — p; *B. pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn. et al. var. *pseudotriquetrum* — p; *B. pseudotriquetrum* var. *bimum* (Schreb.) Lilj. — p; *B. torquescens* Bruch in B. S. G. (Самсель, 1968) — rr, *13*; *B. turbinatum* (Hedw.) Turn. — p, *6*, *13*, *36*; *B. weigelii* Spreng. in Biehler — rr, *13*, *29*, *36*; *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils. — p; *Pohlia annotina* (Hedw.) Lindb. — rr, *26*; *P. cruda* (Hedw.) Lindb. — p, *1*, *13*, *18*, *19*, *29*; *P. melanodon* (Brid.) Shaw — p; *P. nutans* (Hedw.) Lindb. — fqq; *P. wahlenbergii* (Web. et Mohr) Andrews in Grout — p, *8*, *19*, *30*; *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. — p, *9*, *13*, *15*, *19*, 29.

Mniaceae: *Mnium marginatum* (Dicks.) Beauv. — p, *5*, *7*, *9*, *12*, *25*, *30*; *M. stellare* Hedw. — p; *Plagiomnium affine* (Bland.) T. Kop. — p; *P. cuspidatum* (Hedw.) T. Kop. — fqq; *P. ellipticum* (Brid.) T. Kop. — fq; *P. medium* (Bruch et Schimp. in B. S. G.) T. Kop. — rr, *10*; *P. rostratum* (Schrad.) T. Kop. — p; *P. undulatum* (Hedw.) T. Kop. — rr, *5*, *13*; *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T. Kop. — p.

Aulacomniaceae: *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. — p.

Timmiaceae: *Timmia megapolitana* Hedw. var. *bavarica* (Hessl.) Brid. — rr, *13*, *19*.

Climaceaceae: *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr — p.

Hedwigiaceae: *Hedwigia ciliata* (Hedw.) Beauv. — rr, *1*, *6*, *20*.

Leucodontaceae: *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr. — r, *1*, *10*, *11*, *15*.

Anomodontaceae: *Anomodon attenuatus* (Hedw.) Hueb. — p; *A. longifolius* (Brid.) Hartm. — p; *A. viticulosus* (Hedw.) Hook. et Tayl. — p.

Neckeraceae: *Homalia trichomanoides* (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. — r, *10*, *13*, *32**; *Neckera pennata* Hedw. — rr, *13*, *15* (Грунер, 1873).

Leskeaceae: *Leskea polycarpa* Hedw. — fqq; *Leskeella nervosa* (Brid.) Loeske — p; *Pseudoleskeella catenulata* (Brid. ex Schrad.) Kindb. — rr, *7*, *10*, *13*, *15*, *30*.

Thuidiaceae: *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch. — fqq; *T. delicatulum* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — r, *18*, *19*; *T. philibertii* Limpr. — p.

Helodiaceae: *Helodium blandowii* (Web. et Mohr) Warnst. — rr, *37*; *Palustriella commutata* (Hedw.) Ochyra — rr, *8*.

Cratoneuraceae: *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce — p.

Amblystegiaceae: *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. var. *serpens* — fqq; *A. serpens* var. *juratzkanum* (Schimp.) Rau et Herv. — p; *A. varium* (Hedw.) Lindb. — p; *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske — p; *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. — p; *C. giganteum* (Schimp.) Kindb. (Хмелев, 1968); *C. stramineum* (Brid.) Kindb. — rr, *34*, *37*; *Campylium calcareum* Crundw. et Nyh. — p; *C. chrysophyllum* (Brid.) J. Lange — p; *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. var. *aduncus* — p; *D. aduncus* var. *kheffii* (Schimp.) Moenk. — p; *D. aduncus* var. *polycarpus* (Bland. ex Voit) G. Roth — r, *34*; *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenaes (Хмелев, 1968); *Hygroamblystegium tenax* (Hedw.) Jenn. — rr, *8*, *11*, *20*; *Hygrohypnum luridum* (Hedw.) Jenn. — rr, *19*, *25*; *Leptodictyum humile* (P. Beauv.) Ochyra — p; *L. riparium* (Hedw.) Warnst. — p; *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske — p; *Warnstorfia exannulata* (Guemb. in B. S. G.) Loeske — rr, *36*; *Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske — rr, *33*, *37*.

Brachytheciaceae: *Brachythecium albicans* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — fq; *B. campestre* (C. Muell.) Schimp. in B. S. G. — fq; *B. glareosum* (Spruce) Schimp. in B. S. G. — r, *13*, *15*, *30*; *B. mildeanum* (Schimp.) Schimp. ex Milde — p; *B. oedipodium* (Mitt.) Jaeg. — p; *B. populeum* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — r, *1*, *6*, *7*, *13*, *19*, *30*; *B. reflexum* (Starke in Web. et Mohr) Schimp. in B. S. G. — p; *B. rivulare* Schimp. in B. S. G. — p; *B. rutabulum* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — fq; *B. salebrosum* (Web. et Mohr) Schimp. in B. S. G. — fqq; *B. velutinum* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — fqq; *Camptothecium lutescens* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — rr, *2*, *10*; *Cirriphyllum piliferum*

(Hedw.) Grout — гг, *6*, *12*, *25*; *Eurhynchium hians* (Hedw.) Sande Lac. — fqq; *E. praelongum* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. (Самсель, 1968) — r, *19*; *E. pulchellum* (Hedw.) Jenn. — fq; *E. striatum* (Hedw.) Schimp. — гг, *13*; *Homalothecium sericeum* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — r, *10*, *11*, *13*, *15*, *17*, *19*; *Rhynchostegium murale* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — гг, *13*, *19*, *22*, *23*.

Plagiotheciaceae: *Plagiothecium cavifolium* (Brid.) Iwats. — p; *P. denticulatum* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — fq; *P. laetum* Schimp. in B. S. G. — p; *P. nemorale* (Mitt.) Jaegr. — r, *15*; *P. ruthei* Limpr. — r, *36*; *P. succulentum* (Wils.) Lindb. — r, *15*, *31*.

Hypnaceae: *Callicladium haldanianum* (Grev.) Crum — p; *Homomallium incurvatum* (Brid.) Loeske — гг, *11*, *13*, *14*, *19*; *Hypnum cupressiforme* Hedw. — p; *H. lindbergii* Mitt. — r, *9*, *12*, *20*, *36*; *H. pallescens* (Hedw.) P. Beauv. — fqq; *H. vaucheri* Lesq. — гг, *7*, *10*, *13*, *14*, *30*; *Platydictya jungermannioides* (Brid.) Crum (Самсель, 1968) — гг, *13*; *P. subtilis* (Hedw.) Crum — p; *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. — гг, *31**; *Pylaisiella polyantha* (Hedw.) Grout — fqq; *Platygyrium repens* (Brid.) Schimp. in B. S. G. — fq; *Taxiphyllum wissgrillii* (Garov) Wijk et Marg. — r, *1*, *7*, *11*, *15*, *29*.

Hylocomiaceae: *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — r, *19*, *25*, *30*, *36*; *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. — fq; *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. — p.

Rhytidiaceae: *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. — гг, *13*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голицын С. В. Сфагновые болота на степных водоразделах Окско-Донской низменности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Вып. 4. С. 166—170.

Голицын С. В., Данилов В. И. Флора Быковой Шеи и Плющани // Материалы к познанию природы Галичьей горы. Воронеж, 1977. С. 23—34.

Григорьевская А. Я. К флоре мхов и лишайников Галичьей горы и Плющани // Науч. зап. Воронеж. отд-ния ВБО. Воронеж, 1974. С. 18—21.

Грунер Л. Ф. Список растений, собранных близ г. Ельца // Тр. о-ва испыт. природы при Императ. Харьков. ун-те. 1873. Т. 7. С. 1—61.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1-2. С. 1—87.

Камышев Н. С. Водораздельные сфагновые болота Окско-Донской низменности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Вып. 2. С. 66—76.

Камышев Н. С. Сравнительная характеристика сфагновых болот Окско-Донской низменности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Вып. 3. С. 88—100.

Камышев Н. С. Новые местонахождения клюквы мелкоплодной на территории Воронежской, Липецкой и Рязанской областей // Науч. зап. Воронеж. отд-ния ВБО. Воронеж, 1974. С. 31—37.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1-2. С. 88—127.

Савич Н. М. Данные геоботанических исследований в Раненбургском уезде Рязанской губернии 1926 года. Рязань, 1928. 99 с.

Самсель Н. В. Материалы к бриофлоре Северо-Донского реликтового района // Морфология высших растений. М., 1968. С. 101—128.

Физико-географическое районирование Центральных Черноземных областей / Под ред. Ф. Н. Милькова. Воронеж, 1961. 261 с.

Хмелев К. Ф. Флора болот бассейна р. Матыра // Некоторые проблемы биологии и почвоведения. Воронеж, 1968. Вып. 4. С. 28—31.

Хмелев К. Ф. Растительность бассейна р. Матыры // Бот. журн. 1970а. Т. 55. № 2. С. 252—259.

Хмелев К. Ф. О значении сфагновых болот Липецкой области // Природа Липецкой области и ее охрана. Воронеж, 1970б. С. 128—132.

Zickendrath E. Beitrage zur kenntnis der Moosflora Russland // Бюл. МОИП. 1900. Вып. 4. С. 241—366.

Воронежский государственный университет

Получено 15 XII 1996

SUMMARY

Literature information, herbarium examination and personal results of investigation on the bryoflora of Lipetsk region (1984—1996) were summarised. The list of bryophytes of Lipetsk region includes 215 species and 5 varieties. The frequency of the species and distribution of rare and interesting species are given.

УДК 582.32:581.526.53(571.14/17) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 4

© Н. Н. Лащинский, О. Ю. Писаренко

БРИОФЛОРА СТЕПЕЙ САЛАИРСКОГО КРЯЖА

N. N. LASHCHINSKY, O. Y. PISARENKO. THE BRYOFLORA OF THE SALAIR MOUNTAIN STEPPES

В бриофлоре степей Салаирского кряжа выявлено 46 видов листостебельных мхов и 5 видов печеночников. Анализ литературных данных позволяет считать степную бриофлору Салаира относительно богатой. Приведены краткое описание степных сообществ кряжа и их бриофлористическая характеристика: видовой состав мохообразных, их экологическая приуроченность, характер распределения. Показано, что на Салаире мхи хорошо диагностируют петрофитные степи в целом; в степных сообществах мхи индицируют в основном условия микроместообитаний и не дифференцируют отдельные ассоциации.

Ключевые слова: флора, мохообразные, Салаирский кряж, степи.

Салаирский кряж — северо-западный отрог Алтае-Саянской горной системы — расположен в пределах лесостепной климатической зоны. Высота кряжа 400—450 м над ур. м., при относительном превышении около 200 м. Меридиональная протяженность кряжа на пути атлантических воздушных масс обеспечивает повышенное количество осадков и развитие лесной растительности.

В 1992—1994 гг. в рамках программы по изучению растительного покрова Салаира было проведено целенаправленное обследование редких на территории кряжа растительных сообществ — степей. Одной из задач этой работы являлись выяснение места и выявление диагностической роли мохообразных в степных сообществах кряжа. Всего в разных частях кряжа было выполнено 90 описаний степных участков. На площади каждого участка одновременно с геоботаническим описанием проводили учет мохообразных с отбором гербарных образцов. Для каждого образца указывали особенности распределения и обилие. Обработку гербария вели в лаборатории популяционной экологии Центрального сибирского ботанического сада. Названия видов в работе даны по сводкам «Список мхов территории бывшего СССР» (Игнатов, Афонина, 1992) и «Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР» (Константинова и др., 1992). Ниже приводится краткое описание степных сообществ кряжа (в терминах эколого-флористической классификации), а затем — результаты бриофлористического обследования.

Степи на Салаире представляют редкий тип растительности. Цепочкой небольших и изолированных друг от друга островков они окаймляют Салаирский кряж по периферии, лишь изредка проникая в его осевую часть. Несмотря на небольшие площади, занимаемые в растительном покрове кряжа, степные сообщества привлекают внимание своеобразием флористического состава. Предшествующими исследователями (Ревердатто, 1927; Поляков, 1934; Дымина, 1989) было показано различие между степями пологого западного и более крутого восточного макросклонов кряжа. Если степи западного макросклона по флористическому составу и общему облику близки к равнинным Барабинско-Кулундинским степям, то степи восточного макросклона более напоминают горные степи Алтая. Для всех степей Салаира в той или иной степени отмечается наличие горных видов, отсутствующих в равнинном окружении.

Все степи Салаира относятся к классу Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. 1943. Из диагностических видов этого класса *Festuca valesiaca* Gaudin, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Galium verum* L. и др. постоянно принимают участие в сложении степных сообществ кряжа. На восточном макросклоне степные сообщества встречаются на вершинах сопок и склонах южной экспозиции при близком залегании скальных пород. Почвы здесь щебнистые, маломощные, дерново-карбонатные. Почвообразующей породой выступает делювий известняков, хлоритовых сланцев, реже гранитоидов. Встречаются выходы скальных пород на дневную поверхность. Следует отметить, что в целом на Салаире скальные обнажения — редкое явление. Кристаллический фундамент кряжа перекрыт мощным плащом (до 30 м) лёссовидных суглинков. Благодаря этому скальные выходы встречаются только в долинах рек и на вершинах и склонах остаточных гряд. В данной работе не рассматриваются растительные сообщества, сформированные в местах, где скальные породы существенно выдаются над поверхностью почвы и, как следствие, создают большое разнообразие местообитаний с различной увлажненностью и экспозицией. Большинство обследованных участков степной растительности сформированы 2—3 сообществами, расположенными в виде концентрических микропоясов от центрального наиболее ксерофильного типа к периферии. Фоновой растительностью, окружающей степной «остров», выступают либо остепненные луга, иногда с признаками засоления, либо травяные сосновые леса. Постоянное присутствие *Potentilla humifusa* Willd. ex Schlecht., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Phlomis tuberosa* L. позволяет отнести все степи восточного макросклона к порядку Helictotricho-Stipetalia Toman 1969 (Лащинский, 1993). Заметную долю в этих сообществах составляют южносибирские горностепные виды (*Artemisia frigida* Willd., *Potentilla acaulis* L., *Allium vodopjanovae* Friesen и др.). В ряду от наиболее ксерофитных к мезофитным местообитаниям степи представлены ассоциациями Potentillo acaulis–Festucetum valesiacae Latchinsky 1993 (диагностические виды: *Potentilla acaulis*, *Allium vodopjanovae*, *Carex duriuscula* C. A. Mey.); Poo stepposae–Stipetum pennatae Latchinsky 1993 (диагностические виды: *Poa stepposa* (Kryl.) Roshev., *Artemisia commutata* Bess., *Vicia nervata* Sipl.), Cotoneastero melanocarpi–Helictotrichetum desertorum Latchinsky 1993 (диагностические виды: *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Myosotis imitata* Serg., *Dracocephalum nutans* L.).

На западном макросклоне степные сообщества занимают склоны логов южной и юго-западной экспозиции на выщелоченных и настоящих черноземах, развивающихся на лёссовидном суглинке. Бóльшая часть плакоров и пологих склонов в этой части кряжа распахана под сельхозугодья, поэтому трудно оценить степень распространения степной растительности в ненарушенном ландшафте и характер ее окружения. Вероятнее всего, основные площади здесь были заняты остепненными лугами и березовыми колками. Степи этого района довольно однородны по структуре и флористическому составу и представлены ассоциацией Heteropappodo altaici–Stipetum capillatae Latchinsky 1994, принадлежащей к порядку Festucetalia valesiacae Br.-Bl. et Tx. 1943 (Лащинский, 1994). Диагностические виды ассоциации: *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr, *Carduus thoermeri* Weinm. Из диагностических видов порядка постоянно присутствуют *Stipa capillata* L., *Stipa pennata* L., *Carex supina* Wahlenb. Бóльшая часть обследованных участков подвержена ежегодному выжиганию.

В северо-западной, наиболее увлажненной части кряжа, в месте контакта его с Бердско-Чумышской лесостепью, степные сообщества приурочены исключительно к каменистым обнажениям по долинам рек в бассейне р. Бердь. Для этих местообитаний описана ассоциация Spiraeo hypericifoliae–Stipetum Dymina 1989 порядка Festucetalia valesiacae. Состав и структура сообществ сильно варьируют в зависимости от крутизны склонов, степени каменистости субстрата и минералогического состава пород. Часто на уступах скалистых выходов можно увидеть лишь фрагменты степных сообществ, контактирующие с мезофитными травяными сосновыми лесами и зарослями *Caragana arborescens* Lam. и *Spiraea media* Franz Schmidt.

Участие мохообразных в различных степных сообществах кряжа неодинаково. В степях центральной части западного макросклона мхов практически нет. Здесь были найдены отдельные стебельки *Bryum* sp. и широко распространенных пионерных видов *Bryum argenteum* Hedw., *B. caespiticium* Hedw., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. Возможно, слабая представленность мохообразных связана с периодическим выжиганием этих степей. На восточном макросклоне Салаира, в петрофитных степях, мохообразные присутствуют всегда. Обилие их чаще всего незначительно, мхи произрастают отдельными куртинками, их общее проективное покрытие обычно не превышает 5—7 %.

Далее представлен список выявленных видов мохообразных, которые расположены в порядке их встречаемости в степях Салаира, с указанием для каждого вида класса постоянства.

Abietinella abietina (Hedw.) Fleisch.	IV
Bryum caespiticium Hedw.	III
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	III
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.	III
Tortula ruralis (Hedw.) Gaertn. et al.	III
Bryum argenteum Hedw.	II
Hedwigia ciliata (Hedw.) Beauv.	II
Polytrichum piliferum Hedw.	II
Barbula unguiculata Hedw.	I
Bryum pallescens Schleich. ex Schwaegr.	I
Didymodon rigidulus Hedw.	I
Dicranum muehlendbeckii Bruch et Schimp. in B. S. G.	I
Encalypta ciliata Hedw.	I
Orthotrichum anomalum Hedw.	I
Polytrichum juniperinum Hedw.	I
Schistidium apocarpum (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G.	I
Tortella fragilis (Hook. et Wils. in Drumm.) Limpr.	I
T. tortuosa (Hedw.) Limpr.	I
Amblystegium serpens (Hedw.) Schimp. in B. S. G.	+
Brachythecium salebrosum (Web. et Mohr) Schimp. in B. S. G.	+
Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen	+
Bryum capillare Hedw.	+
B. elegans Nees ex Brid.	+
B. funckii Schwaegr.	+
Campylium chrysophyllum (Brid.) J. Lange	+
C. polygamum (B. S. G.) C. Jens.	+
Didymodon icmadophyllus (Schimp. ex C. Muell.) Saito	+
Encalypta rhaptocarpa Schwaegr.	+
E. vulgaris Hedw.	+
Eucladium verticillatum (Brid.) B. S. G.	+
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn.	+
Grimmia laevigata (Brid.) Brid.	+
G. ovalis (Hedw.) Lindb.	+
Homomalium incurvatum (Brid.) Loeske	+
Hypnum vaucheri Lesq.	+
Jaffueliobrium latifolium (Lindb. et H. Arnell) Ther.	+
Mnium stellare Hedw.	+
Oxystegus tenuirostris (Hook. et Tayl.) A. J. E. Smith	+
Phascum cuspidatum Hedw.	+
Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T. Kop.	+
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	+
Pseudoleskeella tectorum (Funck ex Brid.) Kindb. in Broth.	+

Pterigynandrum filiforme Hedw.	+
Pterygoneurum subsessile (Brid.) Jur.	+
Schistidium strictum (Turn.) Mart.	+
Seligeria donniana (Sm.) C. Muell.	+
Weissia condensa (Voit) Lindb.	+
Radula complanata (L.) Dum.	+
Frullania bolanderi Aust.	+
F. dilatata (L.) Dum.	+
Mannia pilosa (Horn.) Frey et Clark	+

Примечание. Класс постоянства указан по шкале Браун-Бланке: «+» — вид встречается менее чем в 10 % фитоценозов, I — вид встречается в 10—20 % фитоценозов, II — в 21—40 %, III — в 41—60 %, IV — в 61—80 %, V — в 81—100 % фитоценозов.

Из отмеченных видов лишь 8 широко распространены и обычны в степях кряжа. *Rhytidium rugosum* и *Abietinella abietina* — самые крупные из мхов, обитающих в степных сообществах кряжа, обычно поселяются на почве, более или менее затененной другими растениями: под пологом кустарников, в междерновинных промежутках или непосредственно между стеблями трав. Обилие этих видов в разных ассоциациях очень варьирует. С увеличением степени закустаренности их общее проективное покрытие возрастает, достигая 40 % в фитоценозах ассоциации Cotoneastero melanocarpii–Helictotrichetum desertorum Latchinsky 1993. Другие типичные для степей Салаира виды — *Tortula ruralis*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum* — предпочитают селиться на открытых, хорошо освещенных участках и чаще всего образуют небольшие, от 10 до 100 $см^2$, одновидовые группировки. Кроме того, на обнаженном субстрате постоянно встречаются плотные курчавые подушечки *Ceratodon purpureus*, дернинки *Bryum caespiticium* и отдельные бледные стебельки *B. argenteum*, иногда образующие небольшие беловатые дернинки. Последние 3 вида считаются мультирегиональными видами нарушенных субстратов. По-видимому, в петрофитных степях эти виды не являются рудералами. Здесь они не столько свидетельствуют об антропогенной нагрузке, сколько индицируют подвижность субстрата, постоянное наличие участков незадернованной почвы. Остальные виды встречаются эпизодически.

Некоторые из отмеченных в степях видов имеют на Салаире не более одной точки нахождения. Из них наиболее интересны *Pterygoneurum subsessile* и *Jaffueliobryum latifolium*, относимые Л. В. Бардуновым (1989) к степному элементу. *Pterygoneurum subsessile* типичен для степей Казахстана и европейской части бывшего Советского Союза (Абрамова, Абрамов, 1969; Бойко, 1983), а в Сибири для него известно лишь несколько точек нахождения (Бардунов, 1989). *Jaffueliobryum latifolium* распространен в Южной Сибири, Монголии и Китае (Абрамова, Абрамов, 1983; Бардунов, 1989; Игнатов, Чао Тонг, 1994); по-видимому, на Салаире проходит северо-западная граница его ареала. Оба вида собраны на Салаире в степях в окрестности пос. Суенга. Еще один степной вид *Phascum cuspidatum* также был собран лишь однажды в долине р. Ур. По одной точке нахождения имеют *Bryum elegans* (осоково-злаковая степь в окрестности с. Красное), *Didymodon icmadophyllus*, *Eucladium verticillatum* (петрофитная степь в долине р. Чумыш, окрестности с. Костенково).

Помимо уже упомянутых из собранных в степях Салаира видов привлекают внимание *Seligeria donniana* и *Weissia condensa* — редкие виды, заселяющие обнаженные субстраты. Оба вида были собраны с развитыми спорогонами на остепненных склонах в долине р. Чумыш, в окрестности д. Черемшанка. Дернинки, образованные *Weissia* sp., собирались в степях Салаира неоднократно, но из-за отсутствия развитого спорогона определить их до вида не представлялось возможным.

Немногочисленные типичные лесные мхи, собранные в степях кряжа (*Pleurozium schreberi*, *Amblystegium serpens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Mnium stellare*), играют несущественную роль и, очевидно, внедряются из окружающих степи мезофитных сосновых и березовых лесов.

Для выявления диагностической роли мохообразных в степных ассоциациях Салаира бриоописания обследованных контуров степной растительности были обработаны методом табличной сортировки по Браун-Бланке. В результате было обнаружено, что в степных сообществах кряжа мхи индицируют в основном условия микроместообитаний и, хорошо диагностируя петрофитные степи в целом, не дифференцируют отдельные ассоциации. Примером могут служить выделившиеся в результате табличной обработки 5 групп, образующие ряд от мезофитных до крайне ксерофитных местообитаний независимо от ассоциации: *Dicranum muehlenbeckii*, *Tortella tortuosa* + *T. fragilis*, *Didymodon rigidulus* + *Encalypta rhaptocarpa*, *Orthotrichum anomalum* + *Schistidium apocarpum* + *Homomallium incurvatum*, *Hedwigia ciliata*. Представленный ряд коррелирует с возрастанием степени каменистости субстрата.

От степени каменистости субстрата зависит и количество обитающих на степном участке видов мохообразных. Так, на участках без выходов камней обычно встречается 2—3 вида, тогда как в степных сообществах, сформировавшихся в местах обширных каменистых выходов (в окрестности пос. Суенга, в долине р. Ур), можно найти более 20 видов. Наибольшее количество видов мохообразных (29) было отмечено в степях Кивдинского сопочного массива — узкой гряды, образующей южную оконечность кряжа. Каждый из собранных здесь видов мхов встречается в степных сообществах в других частях кряжа. Однако такой концентрации видового разнообразия мхов, кроме Кивдинских степей, не наблюдалось нигде. Кроме того, степи Кивдинского массива отличаются специфичными доминантами. Здесь преобладают *Tortella tortuosa* и *T. fragilis*. Проективное покрытие их смешанных дернинок достигает 10 %. В остальных частях кряжа *T. tortuosa* и *T. fragilis* встречаются буквально отдельными стебельками, никогда не образуя развитых дернинок. При этом Кивдинские степи не отличаются оригинальностью: по внешнему облику, экологии местообитаний и составу сосудистых растений они близки к степям восточного макросклона.

Всего в степях Салаира был отмечен 51 вид мохообразных, относящихся к 21 семейству. В таксономическом спектре ведущее место занимает сем. *Pottiaceae* (12 видов), за ним идут *Bryaceae*, *Grimmiaceae* и *Encalyptaceae* (соответственно 6, 5 и 3 вида). Наиболее представлен род *Bryum* (6 видов).

Работ, посвященных изучению бриофлор степей, очень немного; они проводились преимущественно на территориях европейской части страны. В заповедных степях лесостепной и степной зон Европейской России выявлено 50 видов мохообразных (Бойко, 1983). Из них 36 видов отмечены в разнотравно-типчаково-ковыльных степях; 20 — в типчаково-ковыльных; по 13 — в луговых и пустынных степях (Бойко, 1983). Для степных фитоценозов бассейна Среднего Дона указывается 40 видов (Хмелев, Попова, 1988), для степей центральной части Приволжской возвышенности — 39 (Мордвинов, 1993). Сведения о мохообразных, обитающих в степях азиатской части страны, можно найти в работах Л. В. Бардунова (1969, 1974, 1989, 1992) и А. Н. Васильева (1995). Однако следует учесть, что эти ученые преследовали цель выявления бриофлор крупных регионов и не проводили целенаправленных обследований степей. В степях Алтая и Саян Бардуновым (1974) отмечено лишь 25 видов листостебельных мхов. Для степей центральной части Южной Сибири приводится список 35 видов мохообразных (Васильев, 1995). Таксономические спектры перечисленных бриофлор не единообразны. Единственная общая черта — все спектры возглавляет сем. *Pottiaceae* (однако в каждом случае оно представлено различным набором видов). Доля одновидовых родов всегда превышает 60 %. Существенно различаются и видовые составы: очень немногие виды (*Abietinella abietina*, *Ceratodon purpureus*, *Barbula unguiculata*, *Bryum argenteum*, *B. caespiticium*, *Phascum cuspidatum*, *Pterygoneurum subsessile*, *Tortula ruralis*) присутствуют во всех или почти во всех из них. Попарное сопоставление видовых списков рассматриваемых бриофлор (путем построения матрицы пересечения) показало, что для любой пары доля общих видов обычно не превышает 60 % состава каждой из сравниваемых бриофлор. При

этом каждая из бриофлор имеет большой набор видов, свойственных только ей. По данным всех авторов, наибольшее видовое разнообразие приурочено к петрофитным вариантам степей.

На основании анализа литературных данных, бриофлору степей Салаира можно считать относительно богатой. При существенном объеме информации сделать какое-либо заключение о ее типичности или своеобразии не представляется возможным.

Все отмеченные в степях Салаира виды обладают обширными ареалами. Подавляющая часть видов широко распространены в Голарктике и за ее пределами. Лишь для 5 видов (*Grimmia laevigata*, *Jaffueliobryum latifolium*, *Phascum cuspidatum*, *Pterygoneurum subsessile*, *Weissia condensa*) распространение в Голарктике ограничено в основном аридной зоной (Игнатов, 1993, 1996). Вместе с тем в бриофлоре Салаира выявленные в степях виды образуют обособленную группу. Только 10 из них (*Amblystegium serpens*, *Bryum caespiticium*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Brachythecium salebrosum*, *Ceratodon purpureus*, *Mnium stellare*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*) встречаются в лесных сообществах кряжа. 9 других (*Bryum elegans*, *Eucladium verticillatum*, *Oxystegus tenuirostris*, *Phascum cuspidatum*, *Pterigynandrum filiforme*, *Pterygoneurum subsessile*, *Seligeria donniana*, *Tertella fragilis*, *Weissia condensa*) в своем распространении на Салаире связаны исключительно со степями. Остальные виды помимо степей были отмечены только на скальных обнажениях (Писаренко, 1997). На основании этих данных можно сделать вывод, что бриофлора степей Салаира не является новообразованием, сформированным за счет поселения ксерофильных видов лесного окружения. Специфичность состава обитающих в степях видов мохообразных свидетельствует в пользу предположения об исторической древности степных сообществ на территории кряжа (Поляков, 1934).

В системе зонально-генетических элементов (Бардунов, 1974) бóльшая часть видов (22) относится к бореальному элементу. 7 видов принадлежат степному элементу: *Barbula unguiculata*, *Jaffueliobryum latifolium*, *Phascum cuspidatum*, *Pterygoneurum subsessile*, *Tortula ruralis* (Бардунов, 1989), *Encalypta vulgaris* (Хмелев, Попова, 1988), *Weissia condensa*. 5 видов широко распространены в арктической и альпийской зонах и относятся некоторыми авторами (Шляков, 1961; Хмелев, Попова, 1988, и др.) к арктоальпийскому элементу: *Rhytidium rugosum*, *Tortella fragilis*, *Didymodon icmadophyllus*, *Encalypta rhaptocarpa*, *Hypnum vaucheri*. 4 вида большинство авторов считают азональными: *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Bryum argenteum*, *B. caespiticium*, *Ceratodon purpureus*.

Если преобладание бореальных видов соответствует современным климатическим условиям, то столь существенная доля степных и арктоальпийских видов в бриофлоре степей невысокого, покрытого в основном лесной растительностью кряжа, не может не привлекать внимание. По-видимому, присутствие степных видов и видов арктоальпийского распространения отражает криоксерофитный этап в формировании степной бриофлоры кряжа.

Авторы очень благодарны за оказанную помощь и поддержку, а также за проверку правильности определения образцов С. Г. Казановскому (листостебельные мхи), А. Д. Потемкину и Е. Н. Андреевой (печеночные мхи).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. Мхи // Биокомплексные исследования в Казахстане. Л., 1969. Ч. 1. С. 291—295.

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. Конспект флоры мхов Монгольской Народной Республики. Л., 1983. 221 с.

Бардунов Л. В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л., 1969. 330 с.

Бардунов Л. В. Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск, 1974. 168 с.

Бардунов Л. В. Аридные виды во флоре мхов Южной Сибири // Проблемы бриологии в СССР: Матер. совещ. секции бриологии науч. совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». Л., 1989. С. 30—36.

Бардунов Л. В. Очерк бриофлоры Сибири. Новосибирск, 1992. 96 с.

Бойко М. Ф. Моховой покров фитоценозов заповедных степей европейской части СССР // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1112—1121.

Васильев А. Н. Бриофлора центральной части Южной Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1995. 32 с.

Дымина Г. Д. Материалы к флористической классификации растительности Западной Сибири (Правобережье Оби Новосибирской области) / ЦСБС СО РАН СССР. Новосибирск, 1989. 68 с. Деп. в ВИНИТИ, № 2002—В89.

Игнатов М. С. Бриофлора Алтая и бриогеография северной Палеарктики: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1996. 24 с.

Игнатов М. С. Особенности разнообразия флор мхов на территории бывшего СССР // Arctoa. 1993. Т. 2. № 1. С. 13—47.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. № 1-2. С. 1—85.

Игнатов М. С., Чао Тонг. Мохообразные Алтая. IV. Семейство *Grimmiaceae* (*Musci*) // Arctoa. 1994. Т. 3. № 1. С. 67—122.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. № 1-2. С. 87—127.

Лащинский Н. Н. Синтаксономия степей восточного макросклона Салаирского кряжа / ЦСБС СО АН СССР. Новосибирск, 1993. 15 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1546—В93.

Лащинский Н. Н. Степи западного макросклона Салаирского кряжа (эколого-флористическая классификация) / ЦСБС СО АН СССР. Новосибирск, 1994. 16 с. Деп. в ВИНИТИ, № 293—В94.

Мордвинов А. Н. Бриофлора центральной части Приволжской возвышенности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1993. 16 с.

Поляков П. П. Ботанико-географические очерки Кузнецкой котловины, Салаира и западной предсалаирской полосы // Матер. Кузнецко-Барнаульской почвенной экспедиции 1931 г. Л., 1934. 64 с.

Писаренко О. Ю. Мохообразные как компонент растительного покрова Салаирского кряжа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1997. 16 с.

Ревердатто В. В. О происхождении растительности Бийской степи // Тр. О-ва изучения Томского края. Томск, 1927. Т. II. 35 с.

Хмелев К. Ф., Попова Н. Н. Флора мохообразных бассейна Среднего Дона. Воронеж, 1988. 168 с.

Шляков Р. Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск, 1961. 249 с.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 17 I 1996

SUMMARY

46 species of mosses and 5 species of liverworts have been found in the bryoflora of Salair ridge steppes. Analysis of literature data suggests that the Salair steppe bryoflora is relatively rich. The brief description of ridge steppe communities and their bryofloristic features (species composition of bryophytes, their ecology and distribution) are given. The bryophytes in Salair steppe communities were demonstrated to indicate microhabitat conditions rather than individual associations. However, they may identify petrophilous steppes as a whole.

УДК 576.312.37 : 582.572.4

© Е. А. Земскова, Л. И. Свешникова

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *AMARYLLIDACEAE*

E. A. ZEMSKOVA, L. I. SVESHNICOVA. KARYOLOGICAL STUDY OF SOME REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *AMARYLLIDACEAE*

Определены числа хромосом у 37 видов из 13 родов, из 7 триб. Описаны кариотипы у 29 видов (у 10 впервые). Проведен сравнительно-кариологический анализ изученных видов. Выявлены как кариотипические различия между представителями отдельных триб, так и сходство между родами и видами внутри триб. Установлено одно число хромосом $2n = 22$ для трибы *Amaryllideae*. Показано кариологическое сходство родов *Crinum* и *Nerine*. Определено впервые $2n = 12$ для *Habranthus brachyandra*. Выявлено различие в числах хромосом между видами *Zephyranthes candida* и *Z. rozea*. Определены числа хромосом для 3 видов рода *Hymenocallis*, для 2 видов рода *Pancratium*, а также для *Eucharis grandiflora* и *Chlidanthus fragrans*.

Ключевые слова: кариологический анализ, кариотип, кариотипические различия, *Amaryllidaceae*.

В сем. *Amaryllidaceae* насчитывается 900 видов, относящихся к 60—65 родам, распространенных главным образом в тропических и субтропических областях обоих полушарий. Кариологически изучена сравнительно небольшая часть семейства. Имеются сводки по хромосомным числам (Sato, 1942; Wilsenach, 1965; Index..., 1981, 1994). Хромосомы амариллисовых отличаются большими размерами (от 5 до 20 мкм), хорошо идентифицируются. Данные хромосомного анализа могут быть использованы в таксономических обработках, при решении вопросов филогении и видообразования в семействе и при разработке вопросов изменения основных чисел и кариотипа в процессе эволюции.

В настоящей работе продолжено кариологическое изучение видов из оранжереи Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) (РАН), предпринятое нами ранее (Свешникова, Земскова, 1988), приведены описания кариотипов (с анализом литературных данных по кариологии таксонов).

Материал и методика

Материал для исследования был взят из коллекции растений в оранжереях БИН. Определение хромосомных чисел и изучение кариотипа проводили на давленых препаратах кончиков корней растений. Для предобработки использовали 0.2 %-ный раствор колхицина в течение 1.5—2.0 ч с последующей обработкой 0.058 М раствором оксихинолина в течение 1.5 ч. Затем корни фиксировали в смеси этилового спирта и уксусной кислоты (3 : 1) и окрашивали по Фёльгену. При описании кариотипов применяли терминологию, предложенную Н. Д. Агаповой, В. Г. Грифом (1982). Материал в тексте расположен согласно системе А. Л. Тахтаджяна (1987).

Результаты и их обсуждение

Tribus *Amaryllideae* Endl.

Amaryllis L. Изучен вид *A. belladona* L. Кариотип вида представлен 11 парами хромосом: 3 самые короткие пары — метацентрические, 5 пар — субметацентрические и 3 пары — субакроцентрические (см. таблицу; рис. 1). VI пара хромосом имеет вторичную перетяжку на коротком плече. В кариотипе, приведенном в работе S. Guha (1979), вторичная перетяжка находится на длинном плече также у VI пары хромосом, 2 последние пары также метацентрические и 3 пары субакроцентрические. Наши результаты отличаются незначительно. *Amaryllis* — стабильный род, в котором виды

Кариологическая характеристика видов семейства *Amaryllidaceae*

Триба, род, вид	Распространение	2n	Размер хромосом, мкм	Кариотип
Amaryllideae				
Amaryllis belladona L.	Южная Африка	22	7.9—3.0	3M(IX—XI), 5CM(III—V, II, VIII), 3CA(I, II, VI)
Crinum abyssinicum Hochst	Абиссиния	22	12.6—3.6	5M(I, VIII—XI), 5CM(III—VII), 1CA(II)
C. americanum L.	Флорида, Техас	22	12.8—4.5	5M(I, VIII—XI), 6CM(II—VII)
C. asiaticum L. var. *japonicum* Beker	Япония	22	14.1—4.5	5M(I, VIII—XI), 5CM(II, IV—VII), 1CA(III)
**C. bracteatum* Willd.	Сейшельские о-ва, о-в Маврикия	22	14.6—3.6	5M(I, VIII—XI), 4CM(III—V, VII), 2CA(II, VI)
C. bulbispermum (Burm.) M. R. et Schw.	Африка, Капская область	22	14.7—5.8	5M(I, VIII—XI), 6CM(II—VII)
**C. commelinii* Jacq.	Гвиана, бассейн р. Амазонки	22	15.3—5.0	5M(I, VIII—XI), 5CM(II—IV, VI, VII), 1CA(V)
**C. douglassii* Bailey	Восточная Австралия, о-в Бенгу	22	21.9—7.8	5M(I, VIII—XI), 6CM(II—VII)
**C. erubescens* Ait.	Тропическая Африка	22	13.3—4.5	5M(I, VIII—XI), 6CM(II—VII)
**C. firmifolium* Baker var. *hydrophylum* H. Perr.	О-в Мадагаскар	22	14.5—6.0	5M(I, VIII—XI), 6CM(II—VII)
**C. imbricatum* Baker	Абиссиния	22	12.0—5.6	5M(I, VIII—XI), 6CM(II—VII)
C. longifolium Thunb.	О-в Ямайка	22	9.6—4.7	4M(VIII—XI), 7CM(I—VII)
C. moorei Hook.	Субтропики, Восточная Африка	22	9.1—3.8	5M(I, VII—IX, XI), 6CM(II—VI, X)
Nerine bowdenii W. Watson	Африка, Капская область	22	9.4—1.7	5M(I, VIII—XI), 6CA(II—VII)
N. fiexuosa Herb. var. *alba* Gumbbeton	То же	22		
N. undulata Herb.	» »	22	10.2—2.0	5M(I, VIII—XI), 2CM(IV, VII), 4CA(II, III, V, VI)
Cyrtantheae				
Cyrtanthus ochroleucus (Herb.) Burch. ex Steud.	Африка, Капская область	16	10.6—3.0	3M(I—III), 4CM(IV, V, VII, VIII), 1CA(VI)
**C. purpureus* (Ait.) Traub. (=*Vallota purpurea* Herb.)	То же	16	12.2—5.5	8M(I—VIII)
C. speciosus Dyer (=*Vallota speciosus* (L. f.) Dur. et Schinz)	Тропическая южная Африка	16	9.0—2.9	6M(I—III, V, VII, VIII), 2CM(IV, VI)
Eucharideae				
Eucharis grandiflora Planch.	Мексика	66		
Hymenocallis harrisiana Herb.	Южная Америка, Анды	88		
H. arenicola North.	То же	44		
H. calathina (Herb.) Nichols	Бразилия, Чили	44		

Продолжение таблицы

Триба, род, вид	Распространение	2n	Размер хромосом, мкм	Кариотип
Haemantheae				
Haemanthus albiflos Jacq.	Западная тропическая Африка	16	24.5—4.5	3CM(I, VI, VIII), 2CA(III, VII), 2A(II, IV), 1T(V)
H. coccineus L.	Африка, Капская область	16	18.7—4.1	2M(VII, VIII), 3CM(I, V, VI), 2CA(III, IV), 1CA(II)
H. katherine Baker	То же	16	13.0—3.4	1M(VIII), 1CM(VI), 4CA(I, II, IV, VII), 2A(III, V)
Hippeastreae				
**Hippeastrum evansiae* Traub. et J. S.	Тропическая и субтропическая Америка	22	11.6—4.5	4M(VIII—XI), 4CM(I—III, VII), 2CA(IV, V), 1A(VI)
H. reticulatum L. var *strictum* Herb.	То же	22	11.4—5.4	4M(VIII—XI), 3CM(I, III, IV), 3CA(II, V, VII), 1A(VI)
H. vittatum (L. Herot.) Herb.	Бразилия, Перу	44	10.7—4.6	4M(VIII—XI), 1CM(I), 6CA(II—VII)
Pancratiae				
**Chlidanthus fragrans* Herb.	Чили, Аргентина, Перу	54		
Pancratium illiricum L.	Южная Италия, Корсика, Мальта, Сардиния	22		
P. maritimum L.	Средиземноморье	22		
Zephyrantheae				
Habranthus andersonii Herb. ex Lindl.	Уругвай, Аргентина, Бразилия	24	13.3—5.0	5M(I, III, IV, IX, XII), 7CM(II, V—VIII, X, XI)
**H. brachyandrus* (Baker) Sealy	Тропическая Южная Америка	12	16.2—7.0	3M(I—III), 1CM(VI), 2CA(IV, V)
H. robustus Herb.	Аргентина	12	14.9—9.0	4M(I—IV), 1CM(V), 1CA(VI)
Zephyranthes candida (L.) Herb.	Тропическая и субтропическая Америка, Аргентина	38	8.3—2.8	16M(I—V, VIII, IX, XI—XIX), 3CM(VI, VII, X)
Z. rosea Lindl.	Тропическая и субтропическая Америка, Гватемала	48	8.4—3.1	5M(I, VII, IX, XI, XII), 7CM(II—VI, VIII, X)

Примечание. * — виды, для которых 2n приводится впервые. Для морфологических типов хромосом приняты обозначения: M — метацентрические, CM — субметацентрические, CA — субакроцентрические, T — телоцентрические.

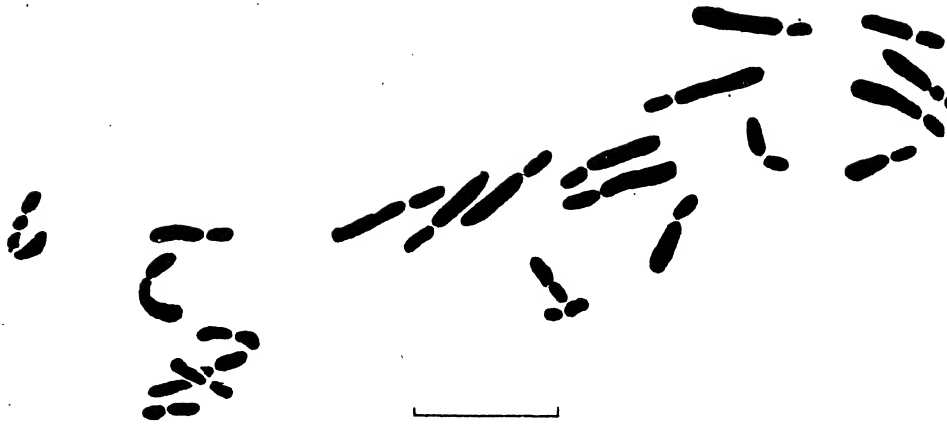


Рис. 1. Метафазная пластинка *Amaryllis belladona*.
Масштабная линейка — 10 мкм.

четко разграничены и кариотипы в основном постоянны. Исследования Guha (1979) показали, что виды и разновидности различаются различными комбинациями 7 основных хромосомных типов, что указывает на роль структурных изменений в происхождении новых видов.

Crinum L. Род насчитывает около 100 видов. Хорошо исследован цитологически. Хромосомные числа определены приблизительно для 60 видов. Имеются работы и по описанию кариотипов. Выявлены полиплоиды: 2n = 3x = 33, 6x = 66. Обнаружены B-хромосомы, фрагменты, есть комплексные виды, виды с анеуплоидным числом хромосом, а также с хромосомным числом 2n = 18, 24, 72, с x = 6.

Нами определены числа хромосом и описаны кариотипы у 12 видов, из них у 6 — впервые. Как показало сравнительно-кариологическое исследование, у всех изученных видов 2n = 22 и кариотипы очень сходны: представлены 5 парами метацентрических хромосом (I пара и 4 последние пары). Остальные хромосомы субметацентрические и субакроцентрические (см. таблицу; рис. 2).

Кариотипы *C. longifolium* (рис. 2, *г*) и *C. moorei* (рис, 2 *д*) отличаются от кариотипов остальных изученных нами видов. У *C. longifolium* в хромосомном наборе 4 последние пары метацентрические, а I пара субметацентрическая; у *C. moorei* VII пара — метацентрическая, а X — субметацентрическая. Эти незначительные различия, возможно, объясняются недостаточным количеством изученного материала. Данные H. Fujishima (1975) совпадают с нашими результатами.

Род *Crinum*, как показано предшествующими исследованиями (Jones, Smith, 1967; Raina, 1978), имеет стабильный кариотип. Несмотря на однородность хромосомного числа и основного кариотипа, большинство межвидовых гибридов *Crinum* стерильны, что указывает на значительную генетическую дифференциацию между таксонами. S. Raina (1978) делает вывод, что неравный сегментный обмен, делеции, пери- и парацентрические инверсии и генные мутации являются механизмами хромосомной эволюции в роде.

Nerine Herb. Нами определено хромосомное число у 3 таксонов: *N. bowdenii*, *N. flexuosa* var.*alba* и *N. undulata*, 2n = 22 (см. таблицу; рис. 3). Изучены кариотипы *N. bowdenii* и *N. undulata*. Кариотипы очень близки, каждый из них имеет 5 пар метацентрических хромосом (I пара и 4 последние). V пара хромосом имеет вторичную перетяжку на длинном плече. Кариотипы различаются количеством субметацентрических и субакроцентрических хромосом. Кариотип *N. bowdenii* более асимметричный, имеет 6 пар субакроцентрических хромосом, а кариотип *N. undulata* — 4 пары. Наше описание кариотипа соответствует данным P. Goldblatt (1972). Срав-



Рис. 2. Метафазные пластинки видов рода *Crinum*.

а — C. americanum, б — C. abissinicum, в — C. bulbispermum, г — C. longifolium, д — C. moorei. Масштабная линейка — 10 мкм.

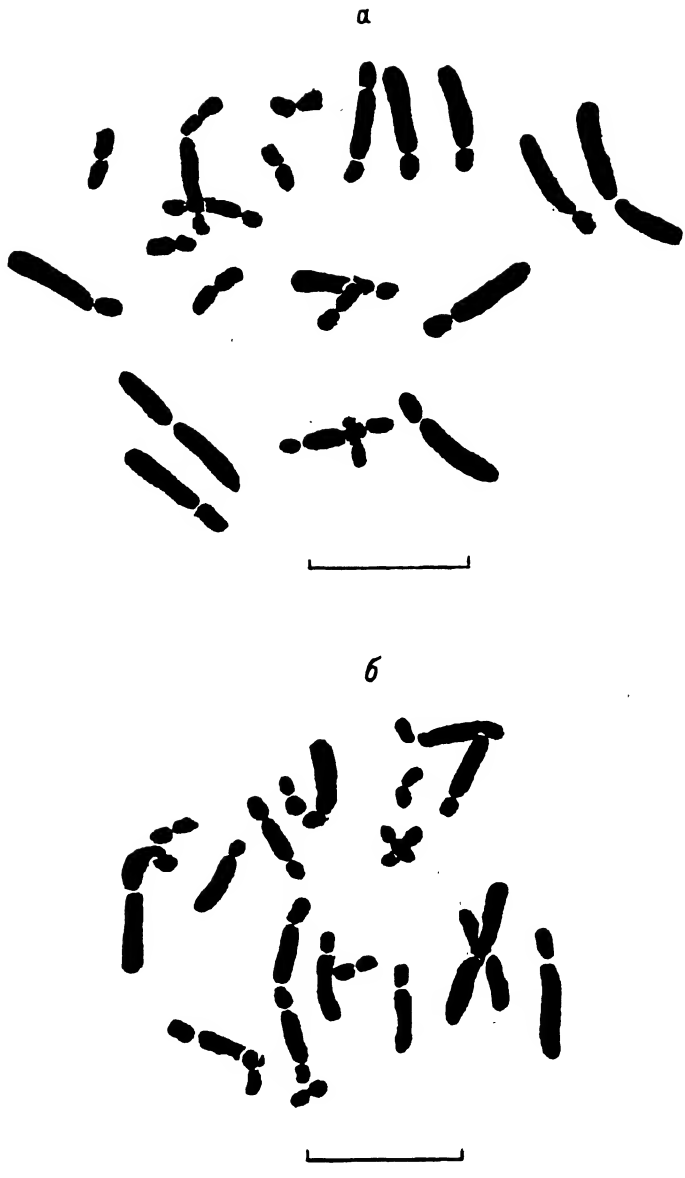


Рис. 3. Метафазные пластинки видов рода *Nerine*.
а — N. bowdenii, б — N. undulata. Масштабная линейка — 10 мкм.

нивая кариотипы видов *Crinum* и *Nerine*, следует отметить наличие в хромосомных наборах изученных видов 5 пар метацентрических хромосом. Наличие вторичной перетяжки наблюдается и у *Amaryllis belladona*. У V пары хромосом *Crinum moorei* (Lakshmi, 1980) также имеется вторичная перетяжка, которая на нашем материале не выявлена.

Tribus *Cyrtantheae* Salisb.

Cyrtanthus Ait. Род включает в себя около 50 видов, является эндемиком юго-восточной Африки. Число хромосом 2n = 16 впервые было определено W. Taylor (1925) для *C. parviflorus* Baker и 2n = 22 (Sato, 1938, 1942) для *C. obliques* (L.f.) Ait.

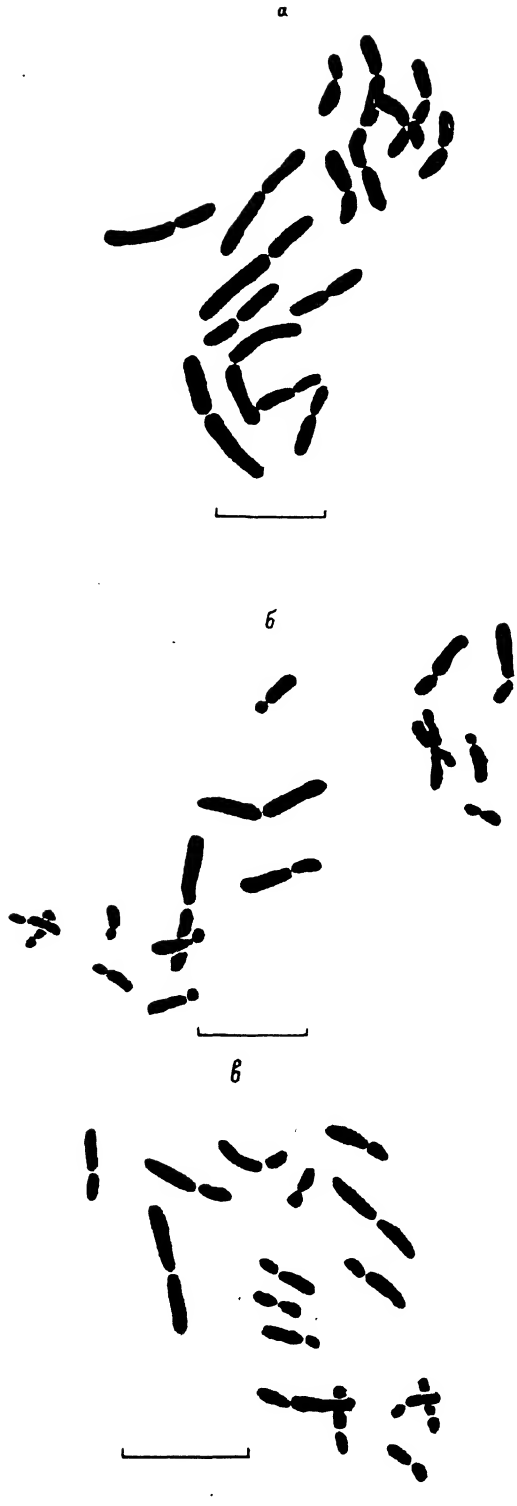


Рис. 4. Метафазные пластинки видов рода *Cyrtanthus*.

а — C. ochroleucus, б — C. purpureus, в — C. speciosus. Масштабная линейка — 10 мкм.

Нами изучены 3 вида: *C. ochroleucus*, *C. purpureus* и *C. speciosus* (см. таблицу; рис. 4). Кариотип *C. purpureus* описан впервые. Кариотип *C. ochroleucus* существенно отличается от кариотипов *C. purpureus* и *C. speciosus*. В хромосомном наборе *C. ochroleucus* 3 пары метацентрических, 4 пары субметацентрических и 1 пара субакроцентрических хромосом. Кариотип *C. purpureus* представлен 8 парами метацентрических хромосом. *C. speciosus* в хромосомном наборе имеет 6 пар метацентрических и 2 пары субметацентрических хромосом. У J. Gouws (1949) кариотип *C. speciosus* имеет 2 пары метацентрических, 5 пар субметацентрических и 1 пару акроцентрических хромосом.

Tribus *Eucharideae* (Pax) Traub.

Eucharis Planch et Linden. Определено число хромосом для вида *E. grandiflora* 2n = 66. Хромосомы мелкие. В литературе приводятся данные 2n = 44,68 (Хромосомные..., 1969).

Hymenocallis Salisb. Нами определены числа хромосом для 3 видов: *H. harrisiana* (2n = 88), *H. arenicola* (2n = 44) *H. calathina* (2n = 44). В литературе для *H. calathina* приведено 2n = 23—86, 2n = 74 (Хромосомные..., 1969); для *H. harrisiana* 2n = 44, для *H. arenicola* 2n = 48—50 (Index..., 1981).

Tribus *Haemantheae* Salisb.

Haemanthus L. Нами изучены 3 вида: *A. albiflos*, *H. coccineus*, *H. katherine* (см. таблицу; рис. 5). У всех видов 2n = 16. Кариотипы *H. coccineus* и *H. katherine* близки. VIII пара у обоих видов метацентрическая. В хромосомном наборе имеются по 2 пары субакроцентрических хромосом. Кариотип *H. katherine* более асимметричный, имеет 2 пары акроцентрических хромосом. У *H. albiflos* V пара хромосом телоцентрическая. Хромосомы изученных видов по размеру можно разделить на 2 группы: 5 пар длинных и 3 пары коротких. Gowes (1964) приводит для *H. katherine* 2n = 18. Кариотипы, описанные C. Vosa (1984), соответствуют нашим данным.

Tribus *Hippeastreae*

Hippeastrum L. Изучены 3 таксона: *H. evansiae*, (2n = 22), *H. reticulatum* var. *strictum* (2n = 22) и *H. vittatum* (2n = 44) (см. таблицу; рис. 6). Кариотипы *H. evansiae* и *H. reticulatum* var. *strictum* очень близки. В хромосомном наборе обоих видов имеются 4 пары метацентрических хромосом, VI пара — акроцентрическая. Кариотипы отличаются количеством субметацентрических и субакроцентрических хромосом. Кариотип *H. vittatum* имеет 11 групп хромосом, каждая из которых состоит из 4 гомологичных хромосом. По-видимому, этот вид — тетраплоид. Четыре последние группы — метацентрические, первая группа — субметацентрическая, остальные — субакроцентрические. В литературе (Naranjo, Andrada, 1975) приведен кариотип для *H. vittatum* с 2n = 22, который отличается от изученного нами. Хромосомный набор у него состоит из 4 пар метацентрических хромосом и 18 пар субметацентрических.

Tribus *Pancratiae* Salisb.

Pancratium L. Нами определены числа хромосом у 2 видов *P. illyricum* L. и *P. maritimum* L., у обоих 2n = 22. Такие же числа приводятся для этих видов в литературе (Хромосомные..., 1969).

Chlidanthus Herb. Для *C. fragrans* нами впервые определено число хромосом 2n = 54. В литературе приведено 2n = 20 для *C. majus* Walp. (Хромосомные..., 1969).

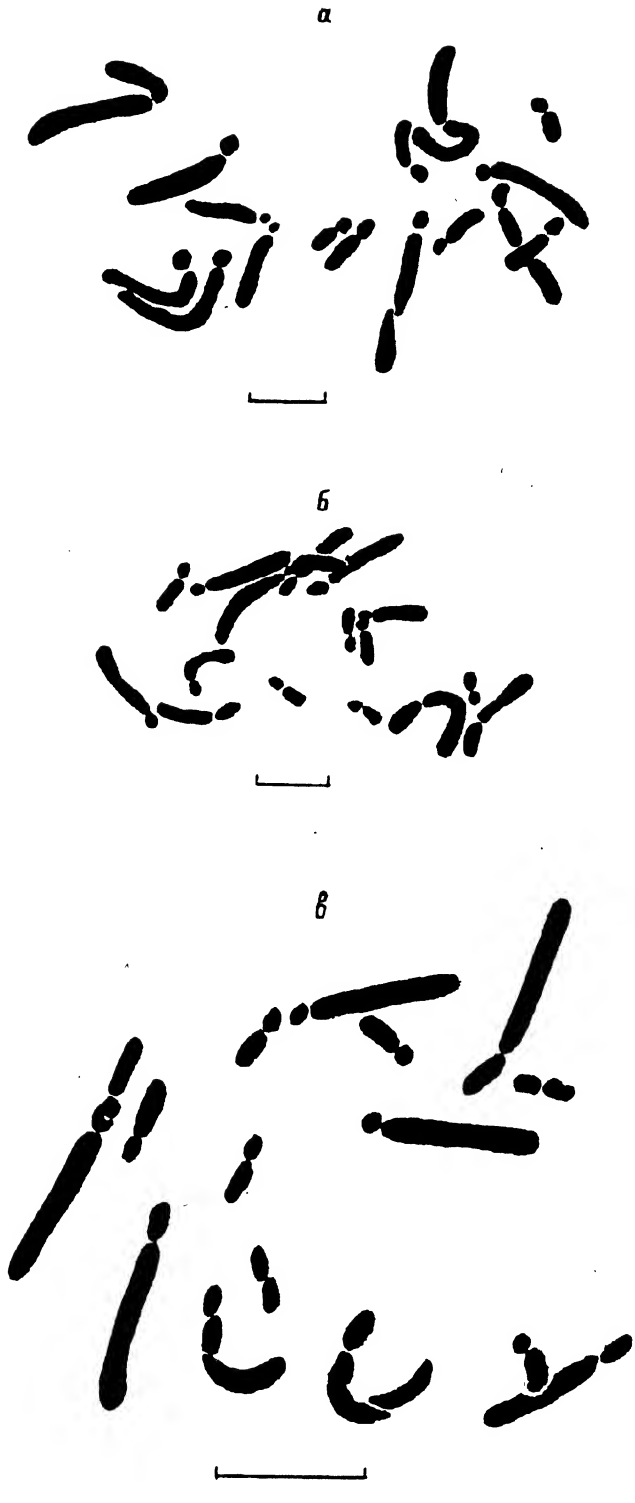


Рис. 5. Метафазные пластинки видов рода *Haemanthus*.

а — H. albiflos, *б — H. coccineus*, *в — H. katherine*. Масштабная линейка — 10 мкм.

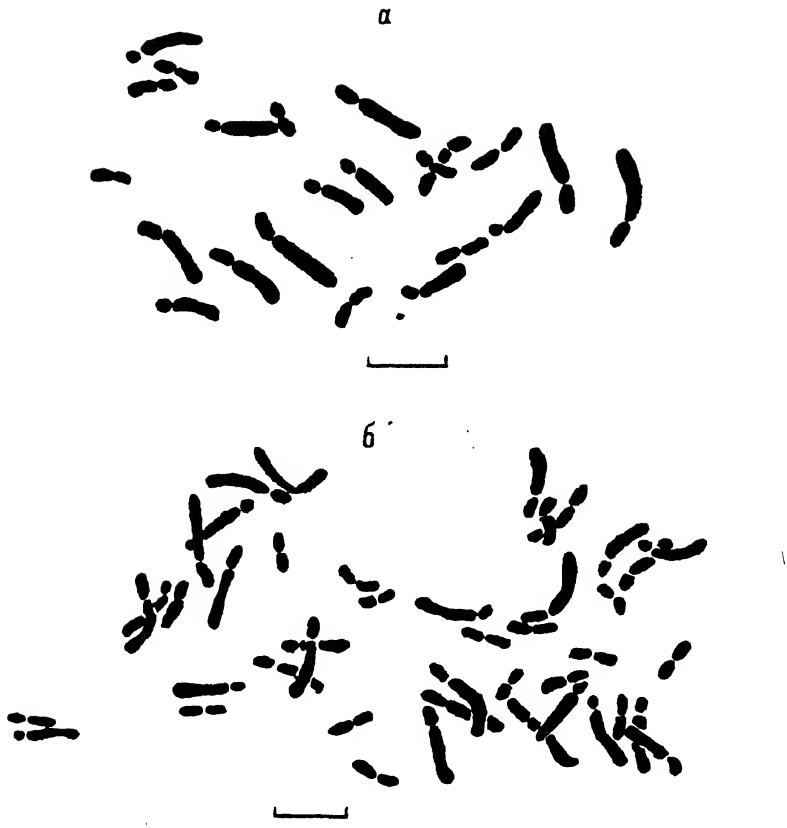


Рис. 6. Метафазные пластинки видов рода *Hippeastrum*.
а — H. evansiae, б — H. vittatum. Масштабная линейка — 10 мкм.

Tribus *Zephyrantheae* Salisb.

Habranthus L. Определены хромосомные числа у 3 видов: *H. andersonii*, *H. brachyandrus*, *H. robustus* (см. таблицу, рис. 7). У *H. andersonii* 2n = 24. Хромосомный набор представлен 5 парами метацентрических и 7 парами субметацентрических хромосом. В литературе (Coe, 1954) кариотип этого вида представлен только субметацентрическими хромосомами. У *H. brachyandrus* и *H. robustus* 2n = 12. Кариотипы этих видов близки. В хромосомном наборе имеются метацентрические, субметацентрические и субакроцентрические хромосомы. У *H. brachyandrus* кариотип более асимметричный, имеет 2 субакроцентрические хромосомы. В работе W. Flory и G. Smith (1980) описан кариотип *H. robustus*. Эти данные совпадают с нашими результатами. В литературе для *H. brachyandrus* приводится 2n = 24 (Flory, Flagg, 1958). Имеются данные о гибридизации *H. robustus* и *H. brachyandrus* (Traub, 1951). Эти виды легко скрещиваются.

Zephyranthes L. Изучены 2 вида: *Z. candida* (2n = 38) и *Z. rosea* (2n = 48) (см. таблицу; рис. 8). Кариотипы обоих видов представлены метацентрическими и субметацентрическими хромосомами. Кариотип *Z. rosea* представлен 12 группами хромосом, каждая группа состоит из 4 гомологичных хромосом. По-видимому, этот вид тетраплоид. В литературе (Хромосомные..., 1969) для *Z. candida* приведено то же число хромосом, а для *Z. rosea* — 2n = 24.

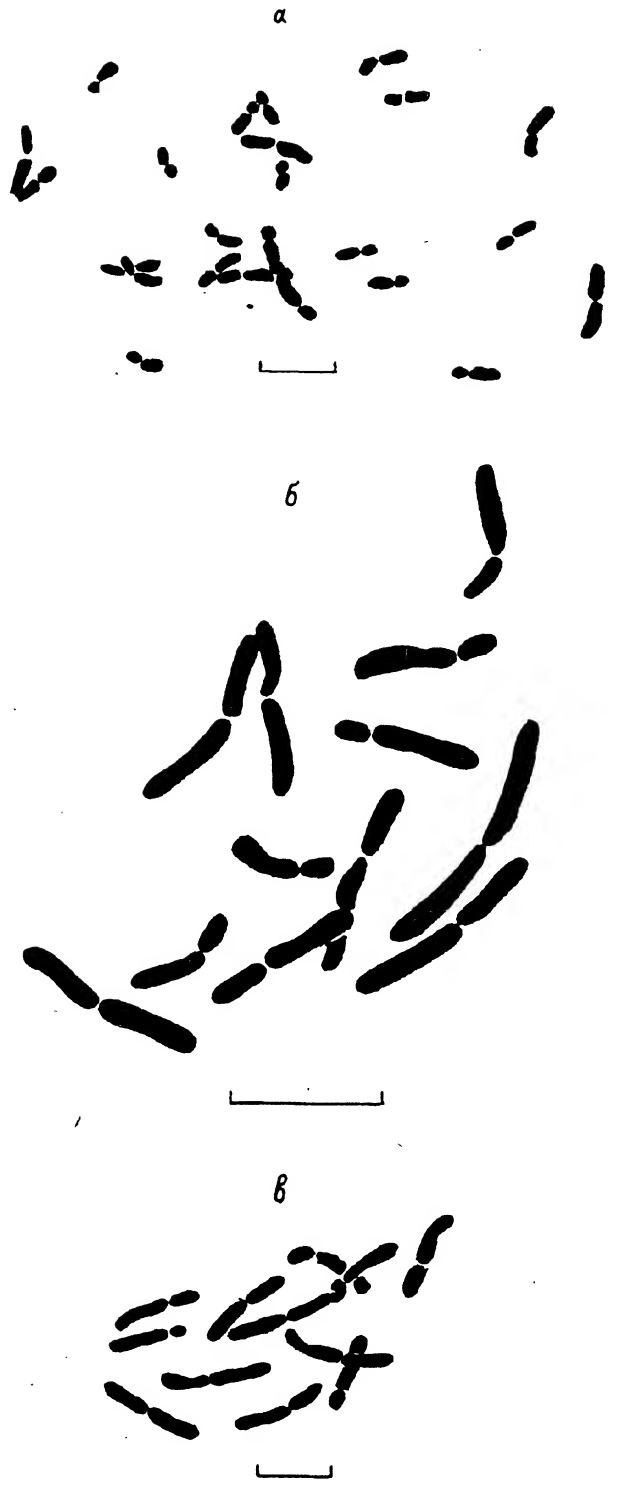


Рис. 7. Метафазные пластинки видов рода *Habranthus*.

а — H. andersonii, *б — H. brachyandrus*, *в — H. robustus*. Масштабная линейка — 10 мкм.



Рис. 8. Метафазные пластинки видов рода *Zephyranthes*.
а — *Z. candida*, *б* — *Z. rosea*. Масштабная линейка — 10 мкм.

Результаты нашего исследования соответствуют опубликованным ранее результатам W. Schulze (1983), который помимо кариологических данных при построении системы *Amaryllidaceae* использовал также результаты эмбриологического, палинологического и систематического исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1280—1283.

Свешникова Л. И., Земскова Е. А. Числа хромосом некоторых представителей семейства *Amaryllidaceae* // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 1207—1208.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Coe G. E. Chromosome numbers and morphology in *Habranthus* and *Zephyranthes* // Bull. Torrey Bot. Club. 1954. T. 81. P. 141—148.

Guha S. Cytological studies in the genus *Amaryllis* // Bull. Bot. Survey India. 1979. T. 21. N 1—4. P. 18—21.

Index to plant chromosome numbers. 1975—1978 / Ed. by P. Goldblatt. Missouri Bot. garden. 1981. 553 c.

Index to plant chromosome numbers. 1990—1991 / Ed. by P. Goldblatt. Missouri Bot. garden. 1994. 267 c.

Goldblatt P. Chromosome cytology in relation to classification in *Nerine* and *Brunsvigia* (*Amaryllidaceae*) // J. S. African Bot. 1972. T. 38. P. 261—275.

Gouws J. B. Karyology of some South African *Amaryllidaceae* // Plant life (Herbertia). 1949. T. 5. N 4. P. 54—80.

Gouws J. B. Somatic chromosomes of three species of *Haemanthus* // J. S. African Bot. 1964. T. 30. N 3. P. 147—149.

Flory W. S., Smith G. L. The chromosomes of *Habranthus martinezii* and *H. robustus* and their hybrid // Plant Life. 1980. T. 36. N 1. P. 54—62.

Flory W. S., Flagg R. O. A cytological study of the genus *Habranthus* // The Nucleus. 1958. T. 1. P. 267—280.

Fujishima H. Karyotypes of some species in the genus *Crinum* // Kromosomo. 1975. T. 99. P. 3063—3071.

Jones K., Smith J. B. Chromosome evolution in genus *Crinum* // Caryologia. 1967. T. 20. P. 163—179.

Lakshmi N. Cytotaxonomical studies in eight genera of *Amaryllidaceae* // Cytologia. 1980. T. 45. P. 663—673.

Naranjo C. A., Andrada A. B. El cariotipo fundamental en el genero *Hippeastrum* Herb. (*Amaryllidaceae*) // Darwiniana. 1975. T. 19. P. 566—582.

Raina S. N. Genetic mechanisms underlying evolution in *Crinum* // Cytologia. 1978. T. 43. P. 575—580.

Sato D. Karyotype alteration and phylogeny. IV. Karyotypes in *Amaryllidaceae* with special reference to the SAT-chromosome // Cytologia. 1938. T. 9. N 2-3. P. 203—242.

Sato D. Karyotype alteration and phylogeny in *Liliaceae* and allied families // Jap. J. Bot. 1942. T. 12. N 1-2. P. 57—161.

Schulze W. Beitrage zur Taxonomie der Liliifloren. XIV Der Umfang der *Amaryllidaceae*. Jena, 1983. 19 s.

Taylor W. R. The chromosome morphology of *Veltheima*, *Allium* and *Cyrtanthus* // Amer. J. Bot. 1926. T. 12. N 2. P. 104—115.

Traub H. P. × *Habranthus floryi* // Plant Life. 1951. T. 7. N 1. P. 121—122.

Vosa C. G. The cytology of the genus *Haemanthus* L. (*Amaryllidaceae*) // J. S. African. Bot. 1984. T. 50. N 2. P. 237—259.

Wilsenach R. On the karyology and phylogeny of some genera of the *Amaryllidaceae* // Plant Life. 1965. T. 21. N 1. P. 82—88.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 X 1997

SUMMARY

The chromosome numbers for 37 species from 13 genera have been determined. The description of karyotypes of 21 species is presented (for 10 species for the first time). The karyotypic differencies among genera and species within the tribes are revealed. The same somatic number, 2n = 22 for the tribe *Amaryllideae* is determined. The karyological similarity of genera *Crinum* and *Nerine* is shown. The difference in the chromosome numbers between the species *Zephyranthes candida* and *Z. rosea* is revealed.

УДК 58.006 : 579 : 582.475

© Л. В.Орлова, Ю. В. Покровская

КОЛЛЕКЦИЯ СОСЕН (*PINUS, PINACEAE*) В ДЕНДРОЛОГИЧЕСКОМ САДУ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОЙ ЛЕСОТЕХНИЧЕСКОЙ АКАДЕМИИ

L. V. ORLOVA, Yu. V. POKROVSKAYA. PINE COLLECTION (*PINUS, PINACEAE*) IN THE DENDROLOGICAL GARDEN OF ST. PETERSBURG FOREST ACADEMY

Приведен полный список видов сосен, выращиваемых в настоящее время в дендрологическом саду Санкт-Петербургской лесотехнической академии. Виды в списке расположены по системе Landry (1974). Для каждого вида дана краткая синонимика, сведения о географическом распространении, месте происхождения посадочного материала, современном состоянии деревьев и их зимостойкости.

Ключевые слова: сосны, *Pinus*, *Pinaceae*, список, коллекция.

В дендрологическом саду Санкт-Петербургской лесотехнической академии (ДС ЛТА) научная работа по интродукции хвойных и других древесных растений ведется более 160 лет, с тех пор как в 1833 г. здесь был заложен дендрарий Санкт-Петербургского лесного института (на таблице-вклейке штриховкой показано расположение дендрологического сада на территории парка ЛТА). Как указывает Р. И. Шредер (1861), уже через 28 лет в дендрологическом саду произрастало 492 вида и разновидности древесных растений, в том числе 7 видов сосен. Эта работа Шредера посвящена итогам акклиматизации деревьев и кустарников, которые разделены им на 4 группы по степени устойчивости к местному климату.

В другой работе Шредера (1890) приведено 14 видов сосен, произрастающих в дендрарии Лесного института (см. таблицу); отмечено, что из всех перечисленных видов и разновидностей сосен только *Pinus nigra* Arnold. (как *P. austriaca* Hoss) и *P. banksiana* Lamb. оказались не приспособленными к нашему климату и потому почти все экземпляры этих сосен вымерзли.

После Шредера довольно долго (с 1886 по 1931 г.) в дендрарии Лесного института работал Э. Л. Вольф, который многое сделал для обогащения коллекции сада новыми видами древесных растений. В статье «Наблюдения над морозостойкостью деревянистых растений» Вольф (1917) подвел итоги своих 30-летних наблюдений (см. таблицу). В дендрарии тогда выращивалось 38 видов сосен.

Значительное число ценных видов дендрологической коллекции погибло в годы Великой Отечественной войны. После войны работу по интродукции растений в ЛТА возглавил Н. М. Андронов. В публикации Андронова (1962) приведено 25 видов сосен, указаны год посадки растений, их местонахождение в парке ЛТА и некоторые другие особенности.

В настоящее время в ЛТА продолжается активная работа по сохранению дендроколлекции хвойных и многих других ценных растений, а в питомнике, находящемся на территории верхнего дендросада (см. рисунок), постоянно испытываются новые виды (Акимов, Булыгин, 1961; Булыгин, 1965, 1974, 1979; Булыгин и др., 1989). Коллекция сосен является одной из богатейших на северо-западе России, представляет собой уникальный объект для научно-исследовательской деятельности и, следовательно, заслуживает особой охраны и заботы. В нее входят представители таких интересных и сложных в систематическом отношении видов, как *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch, *P. nigra* Arnold., *P. friesiana* Wichura, *P. sylvestris* L. var. *mongholica* Litv. и др. Современная коллекция сосен ЛТА насчитывает в своем составе 21 вид рода *Pinus*. В основном это растения умеренных широт и частично субтропических областей северного полушария. Из них на территории России в диком виде произрастает 8 видов, остальные распределены за пределами нашей страны. Примерно одинаково по числу видов представлены североамериканские (5 видов), азиатские (8) и европейские (5) сосны. Кроме того, в дендрарии произрастают 3 вида евразиатских сосен.

Виды сосен, испытывавшиеся в Лесотехнической академии с 1833 по 1997 г.

Виды	Литературные источники					Собственные данные, 1997
	Шредер, 1861	Шредер, 1890	Вольф, 1917	Андронов, 1962	Булыгин и др., 1989	
Pinus armandii Franch.					+	+
P. attenuata Lemm.			+			
P. balfouriana Grev. et Balf.			+			
P. banksiana Lamb.		+	+	+	+	+
P. bungeana Zucc.				+		
P. cembra L.		+	+	+	+	+
P. cembroides Zucc.			+		+	
P. coulteri D. Don			+			
P. contorta Dougl. ex Loud. var. *contorta*		+	+	+	+	+
P. contorta var. *latifolia* Engelm.						+
P. contorta var. *murrayana* (Grevl. et Balf.) Engelm.			+			
P. densiflora Sieb. et Zucc.						+
P. echinata Mill.			+			
P. edulis Engelm. *(P. cembroides* Zucc. var. *edulis* Engelm.)			+			
P. eldarica Medw.			+			
P. flexilis E. James			+	+	+	
P. fominii Kondr.				+		
P. friesiana Wichura				+	+	+
P. funebris Kom.				+	+	
P. halepensis Mill.			+			
P. jeffreyi Grev. et Balf.			+	+	+	
P. kochiana Klotzsch ex C. Koch		+		+		+
P. koraiensis Sieb. et Zucc.		+	+	+	+	+
P. leucodermis Ant.			+			
P. massoniana Lamb.				+	+	
P. monticola D. Don		+	+		+	+
P. mugo Turra var. *mugo*	+	+	+	+	+	+
P. mugo var. *pumilio* (Haenke) Zenari	+	+	+	+	+	
P. muricata D. Don			+			
P. nigra Arnold subsp. *nigra*	+		+	+	+	+
P. nigra subsp. *laricio* (Poir.) Maire		+	+	+		
P. nigra subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco			+			
P. pallasiana Lamb.	+		+		+	
P. parviflora Sieb. et Zucc.			+		+	+
P. peuce Griseb.		+	+	+	+	+
P. pinaster Ait.			+			
P. ponderosa Dougl. ex Laws. et Laws. var. *ponderosa*			+		+	+
P. ponderosa var. *scopulorum* Engelm.			+			
P. pumila (Pall.) Regel		+	+	+	+	+
P. pungens Lamb.			+			
P. radiata D. Don			+		+	

Продолжение таблицы

Виды	Литературные источники					Собственные данные, 1997
	Шредер, 1861	Шредер, 1890	Вольф, 1917	Андронов, 1962	Булыгин и др., 1989	
Pinus resinosa Ait.			+	+	+	
P. rigida Mill.				+	+	
P. sibirica Du Tour	+		+	+	+	+
P. strobiformis Engelm.			+			
P. strobus L.	+	+	+	+	+	+
P. strobus cv. ⟨gracilis viridis⟩ Beissn.			+			
P. strobus cv. ⟨nana⟩ Beissn.			+			
P. sylvestris L. var. *sylvestris*	+	+	+	+	+	+
P. sylvestris var. *argentea* Stev.		+				
P. sylvestris var. *beuvronensis* Beissn.			+			
P. sylvestris var. *macrocarpa* Schrod.		+				
P. sylvestris var. *mongholica* Litw.						+
P. sylvestris var. *pygmaea* hort.		+	+			
P. sylvestris var. *rubra* hort.		+				
P. tabulaeformis Carr.				+	+	+
P. thunbergiana Franco			+	+		
P. torreyana Carr.			+			
P. uncinata Mill. ex Mirb.		+	+			+
P. virginiana Mill.		+		+	+	
P. wallichiana A. B. Jackson				+	+	+
P. yunnanensis Franch.			+			
Всего						
видов	6	14	36	25	28	21
таксонов	7	19	46	27	29	23

Ниже мы приводим виды сосен, культивируемые в настоящее время в дендрологическом саду ЛТА. В списке виды расположены по системе P. Landry (1974). Для каждого вида приведены сведения по зимостойкости согласно диагностике Н. Е. Булыгина (Булыгин и др., 1989): I — вполне зимостойкие древесные растения, не повреждаются зимними и весенне-осенними морозами; II — сравнительно зимостойкие древесные растения, при неблагоприятных биоклиматических ситуациях могут незначительно повреждаться морозами, но быстро восстанавливаются.

Genus *Pinus* L.

Subgen. 1. *Pinus*

Апофиз семенной чешуи с дорсальным пупком. Хвоинки по 2, реже по 3 в одном пучке, окружающие их чешуевидные хвоинки низбегающие; на поперечном срезе хвоинки с двумя сосудистыми пучками.

Sect. 1. *Pinus*

Шишки актиноморфные, опадают ранее чем через 2 года. Семена с длинным отделяющимся крылом. Чешуевидные хвоинки остающиеся.

1. *P. densiflora* Sieb. et Zucc. 1842, Fl. Jap. 2 : 22, tab. 112. — *P. sylvestris* L. subsp. *densiflora* (Sieb. et Zucc.) Worosch. 1985, Фл. иссл. разн. районах СССР : 146. — Сосна густоцветковая.

Распространение: Вост. Азия (Японские о-ва: Хонсю, Кюсю, Сикоку, южн. часть о-ва Хаккайдо; п-ов Корея; Уссурийский район (Дальний Восток России)).

В питомнике дендрологического сада ЛТА представлена молодым деревом в вегетативном состоянии.

2. *P. friesiana* Wichura, 1859, Flora, 42 : 409. — *P. sylvestris* var. *lapponica* Fries ex Hartm. 1849, Handb. Scand. Fl. ed. 5 : 214; Ком. 1934, Фл. СССР, 1 : 169. — *P. lapponica* (Hartm.) Mayr, 1906, Fremdl. Wald. u. Parkb. : 348; Орлова, 1953, Фл. Мурм. обл. 1 : 93. — *P. sylvestris* subsp. *lapponica* (Hartm.) Hartm. ex Holomb. 1922, Hartman's Handb. Scand. Fl. 1 : 55; Толм. 1960, Аркт. фл. СССР, 1 : 73. — Сосна лапландская, или Фриеса.

Распространение: Сев. Европа (Карелия, Мурм. обл. (Россия), сев. Скандинавия).

В Верхнем дендросаду имеется 8 плодоносящих экземпляров, выращенных из семян собственной репродукции. Некоторые из этих сосен в возрасте 40 лет, они достигли 11 м выс., ствол около 11 см в диам., другие — в возрасте 30 лет, 10.5 м выс., ствол 11 см в диам. Зимостойкость I.

3. *P. kochiana* Klotzsch ex C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 296. — *P. sylvestris* L. var. *hamata* Stev. 1838, Bull. Soc. Nat. Moscou, 41 : 52. — *P. armena* C. Koch, 1849, l. c. : 298. — *P. sylvestris* L. subsp. *hamata* (Stev.) Fomin, 1914, Вестн. Тифл. бот. сада, 34 : 20; Правдин, 1964, Сосна обыкн. : 135. — *P. hamata* (Stev.) Sosn. 1925, Фл. Тифл. 1 : 11, non Roezl, 1857. — *P. sosnowskyi* Nakai, 1934, Indig. Sp. Conif. Tax. Korea a. Manch. 4 : 333. — Сосна Коха.

Распространение: Вост. Европа (горы Крыма), Большой и Малый Кавказ (от Анапы до Дагестана и Закатальского р-на в Азербайджане); Зап. Азия (от южн. Закавказья до Турции и Зап. Ирана).

В ДС ЛТА имеется еще нецветущее дерево, которое было выращено из семян, полученных из Еревана. В возрасте 39 лет (выращивается с 1958 г.) достигло 6 м выс., ствол 7 см в диам. Зимостойкость I.

4. *P. mugo* Turra, 1764, Giorn. Ital. (Griselini), 1 : 152. — *P. montana* Mill. 1768, Gard. Dict., ed. 8 : no. 5 — *P. mughus* Scop. 1772, Fl. Carn., ed. 2, 2 : 247. — Сосна горная.

Распространение: горы Центр. и Южн. Европы (Пиренеи, Альпы, Балканы, Карпаты; на юг и восток — до зап. Украины, Румынии, Болгарии и центр. Италии, на север — до Германии и Польши).

В ДС ЛТА с 1900 г., 2 плодоносящих дерева неизвестного происхождения, возраст 96 лет, 8 м выс., ствол 17 см в диам. В 1975 г. были получены 3 экземпляра из дендрария г. Брно (Словакия), которые в настоящее время в возрасте 20 лет имеют высоту 1.2 м и плодоносят. Кроме того, в питомнике ЛТА имеется еще 17 плодоносящих экземпляров, происходящих отчасти из дендрария г. Шопрона (Венгрия), отчасти из дендрария г. Костельца (Словакия). Венгерские экземпляры (возраст 18 лет) достигли 1.0—1.5 м выс. Деревья из Костельца (возраст 16 лет) имеют 0.5—1.0 м выс. Зимостойкость I.

5. *P. nigra* Arnold, 1785, Reise nach Mariazel 8 in Steyerm. 8, tab. — *P. laricio* Poir. in Lam. 1804, Encycl. Meth. Bot. 5 : 339. — Сосна черная.

Распространение: горы Центр. и Южн. Европы (от вост. Франции до Болгарии, центр. Италии, Албании и центр. Греции).

В ДС ЛТА имеется неплодоносящее дерево неизвестного происхождения, которое в возрасте 35 лет имеет 9.3 м выс., со стволом 20 см в диам. Зимостойкость I.

6. *P. ponderosa* Dougl. ex Laws. et C. Laws. 1836, Agr. Man. : 354. — Сосна желтая, или тяжелая.

Распространение: Сев. Америка.

В питомнике ЛТА представлена 2 еще нецветущими экземплярами, полученными в 1991 г. из г. Рогова (Польша) и г. Ванкувера (Канада). Деревья в возрасте 5 лет, 0.2—0.8 м. Зимостойкость I—II.

7. *P. sylvestris* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 1418. — Сосна обыкновенная.

Распространение: лесная зона Евразии южнее 70-й параллели от Атлантического океана до Охотского моря.

В ДС ЛТА представлен следующими разновидностями.

P. sylvestris var. *sylvestris*

В ДС ЛТА с 1930 г., имеются 12 экземпляров различного возраста. Из них 8 плодоносящих экземпляров неизвестного происхождения, имеющих в возрасте 60—63 лет около 20—22 м выс. и ствол 32—34 см в диам. В 1959 г. были получены семена из дендрария г. Киева (Украина), выросшие из них 2 плодоносящих дерева достигли 13.0—13.5 м выс., ствол 12.0—12.5 см в диам. В питомнике имеются 2 экземпляра неизвестного происхождения. Неплодоносящие деревья в возрасте 38 лет, 14—15 м выс., ствол 13—14 см в диам. Зимостойкость I.

P. sylvestris var. *mongholica* Litw. 1905, Schedae Herb. Fl. Ross. 5, 32 : 160, no. 1599.

В дендрарии имеются 2 плодоносящих экземпляра в возрасте 38 лет, около 17 м выс., со стволом 30—31 см в диам. (происхождение неизвестно). Зимостойкость I.

8. *P. tabulaeformis* Carr. 1867, Trait. Conif., ed. 2 : 510. — *P. sinensis* Lamb. 1832, Gen. Pinus, ed. 8, 1 : 47, tab. 29, p. p. — Сосна ярусовидная.

Распространение: Вост. Азия (от юго-вост. Тибета и сев. Юннани до Внутр. Монголии, Маньчжурии и Шаньдунга (Китай)).

Имеется нецветущее дерево в возрасте 18 лет (с 1978 г.), 4.3 м выс., ствол 8.3 см в диам. Выращено из семян, полученных из г. Шопрона (Венгрия). Зимостойкость I.

9. *P. uncinata* Mill. ex Mirel, 1806, in Buffon, Hist. Nat. Pl. 10 : 213. — *P. mugo* Turra var. *uncinata* Willk. — Сосна крючковатая.

Распространен в пределах ареала *P. mugo* (горы Центр. Европы).

В ДС ЛТА выращивается с 1983 г. Получен в виде семян из г. Костельца (Чехословакия). Неплодоносящие деревья в возрасте 13 лет имеют 2.5 м выс., ствол 3.0 см в диам. Зимостойкость I.

Sect. 2. *Pinaster* Endlicher

Шишки, неопадающие в течение 2—3 лет, косые (зигоморфные). Семена с очень коротким крылом (менее 1.5 мм дл.).

10. *P. banksiana* Lamb. 1803, Gen. Pinus, ed. 1, 3 : 7, tab. 3. — *P. sylvestris* var. *divaricata* Ait. 1789, Hort. Kew 3 : 366. — *P. divaricata* (Ait.) Dumont. 1802, Bot. Cult. 3 : 760. — Сосна растопыренная, или Бэнкса.

Распространение: Сев. Америка (от 64° с. ш. у реки Маккензи и Медвежьего озера до центр. Миннесоты и южн. берега оз. Мичиган, на восток до 45° с. ш. в Новой Шотландии).

В Верхнем ДС ЛТА имеются 3 экземпляра разного происхождения. Плодоносящее дерево, выращенное из семян, полученных из г. Быдгоща (Польша), в возрасте 35 лет имеет 10—12 м выс., ствол 20—25 см в диам. Остальные экземпляры, полученные из г. Таллина (Эстония), еще не цветут и в возрасте 20 лет имеют 4 м выс., ствол 6.5 см в диам. В Нижнем ДС 5 нецветущих экземпляров из дендрария г. Вагенингена (США). Это деревья в возрасте 16 лет, 2—8 м выс., со стволом 2—7 см в диам. В питомнике растет 21 экземпляр этого вида сосны; часть получена в 1981 г. в виде сеянцев от Ф. А. Чепика (Киев) — это плодоносящие деревья 2.5—5.0 м выс., а часть получена в виде семян из г. Вашингтона (США). Американские экземпляры достигают 5 м выс. и также плодоносят. Зимостойкость I.

11. *P. contorta* Dougl. ex Loud. 1838, Arbor. Frutic. Brit. 4 : 2292. — Сосна скрученная.

Распространение: Сев. Америка (по побережью Тихого Океана от южн. Аляски до мыса Мендосино в Калифорнии).

В ДС ЛТА представлена двумя разновидностями.

P. coniorta var. *contorta*

Имеются 2 экземпляра этой разновидности. Один из них — неизвестного происхождения, плодоносящее дерево в возрасте 39 лет, 13 м выс., ствол 20 см в диам. Другой, полученный из дендрария г. Турку (Финляндия), — неплодоносящее дерево в возрасте 18 лет, 2.6 м выс., ствол 4 см в диам. Зимостойкость I.

P. contorta var. *latifolia* Engelm. 1871, in S. Watson, Botany (Fortieth Parallel) : 331.

В ДС имеется 1 образец, присланный из дендрария г. Турку (Финляндия). Дерево в возрасте 19 лет, 2.6 м выс., ствол 4 см в диам., в вегетативном состоянии. Зимостойкость I.

Subgen. 2. *Strobus* (Spach) Lemm.

Выдающиеся части чешуй (апофизы) с апикальным пупком без колючки. Хвоинки по 5 в пучке, окружающие их чешуевидные хвоинки не низбегающие.

Sect. 3. Strobus (Spach) Little et Critchfield

Апофиз тонкий. Семена с крылом, обычно с длинным, реже с рудиментарным.

12. *P. armandii* Franch. 1885, Nuov. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, ser. 2, 7 : 95, tap. 12. — Сосна Арманда.

Распространение: Вост. Азия (западные и юго-западные районы Китая до сев. Мьянмы, сев.-вост. Индии и юго-вост. Тибета; Японские о-ва: Яку-сима, Танега-сима; о-в Тайвань, о-в Хайнань).

В ДС ЛТА с 1980 г. В питомнике имеется 1 неплодоносящий экземпляр, выращенный из семян, полученных из г. Корника (Польша). Кустовидное дерево в возрасте 16 лет, 2 м выс. Зимостойкость II.

13. *P. monticola* Dougl. ex Lamb. 1803, Gen. Pinus, ed. 1, 3 : 149, tab. 87. — Сосна западная белая.

Распространение: Сев. Америка (от Британской Колумбии до Айдахо и Калифорнии). В ДС ЛТА с 1963 г.

В Верхнем ДС имеются 3 экземпляра, полученные из Румынии, один из которых, полученный из дендрария г. Яссы, — плодоносящее дерево в возрасте 33 лет, 12.5 м выс., со стволом 26 см в диам., повреждается ржавчиной. Два других — из Бухареста, неплодоносящие деревья в возрасте 30 лет, 13 м выс., ствол 26 см в диам. В питомнике имеются еще 2 неплодоносящих образца. Первый получен из Шопрона (Венгрия) в 1978 г. — дерево в возрасте 22 лет, 3 м выс.; второй образец в возрасте 4 лет, 0.05 м выс., выращен из семян собственной репродукции. Зимостойкость I.

14. *P. parviflora* Sieb. et Zucc. 1842, Fl. Jap. 2 : 27, tab. 115. — Сосна мелкоцветковая.

Распространение: Вост. Азия (Японские о-ва: Сикоку, Хонсю и Хоккайдо; острова Южнокурильской гряды; о-в Утсерье у берегов Кореи).

В ДС ЛТА с 1959 г. Получен из дендрария г. Лизла (США). Нецветущее дерево в возрасте 37 лет, 1.7 м выс., со стволом 2 см в диам. Зимостойкость I—II.

15. *P. peuce* Griseb. 1845, Fl. Rumel. 2 : 349. — Сосна румелийская.

Распространение: Юго-Вост. Европа (горы Балканского п-ова).

В ДС ЛТА с 1927 г. В Верхнем ДС имеется 12 экземпляров в возрасте 59 лет. Это плодоносящие деревья около 19 м выс., ствол 27—28 см в диам. В Нижнем ДС — 3 экземпляра, выращенные из семян собственной репродукции. Нецветущие деревья в возрасте 20 лет, 5.0—5.5 м выс., ствол 8—9 см в диам. Кроме того, в питомнике имеются еще 2 плодоносящих экземпляра, выращенные из семян собственной репродукции, — это деревья 1.5—4.0 м выс. В Верхнем ДС имеются также 3 экземпляра сосны румелийской, привитые на сосну обыкновенную, — это плодоносящие де-

ревья в возрасте 20 лет, 9—10 м выс., со стволом около 15 см в диам. Зимостойкость I.

16. *P. strobus* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 1001. — Сосна восточная белая, или Веймутова.

Распространение: Сев. Америка (от Атлантики у о-ва Ньюфаундленд до 96° з. д., включая Аппалачи и район Великих Озер; на юг до Алабамы и Джорджии).

В ДС ЛТА с 1937 года. Представлена 11 экземплярами различного происхождения и возраста. Один образец из Киева — плодоносящее дерево в возрасте 59 лет, 17 м выс., ствол 36.3 см в диам. Два экземпляра неизвестного происхождения, это плодоносящие деревья в возрасте 34—36 лет, 9.5 и 17 м выс., ствол 12.7 и 33 см в диам. соответственно. Еще один образец получен из дендрария г. Каменец-Подольска в 1960 г. — дерево 10.0 м выс., со стволом 18.0 см в диам. В том же году получены 4 экземпляра из дендрария г. Тростянца (Украина): в возрасте 36 лет деревья достигли 15—16 м выс., ствол около 25 см в диам. (два в плодоносящем и два в вегетативном состоянии). Последние 3 экземпляра, полученные из г. Шопрона (Венгрия) в 1978 г., представляют собой неплодоносящие деревья 6—7 м выс., со стволом 6.0—7.5 см в диам. Зимостойкость I.

17. *P. wallichiana* A. B. Jackson, 1939, Kew Bull. 1938 : 85. — *P. excelsa* Wall. ex Lamb. 1824, Gen. Pinus 2 : 5, tab. 3, non Lam. 1778. — *P. nepalensis* De Chambr. 1845, Trait. Arbr. Resin. Conif. : 342, non Forbes, 1839. — *P. griffithii* McClelland, 1854, in Griffith, Not. Pl. Asiat. 4 : 17, nom. provis. — *P. dicksonii* Hort. ex Carr. 1855, Conif. : 300, pro syn. — Сосна Валлиха (гималайская, или Гриффита).

Распространение: Южн. (Гималаи, вост. Афганистан, Белуджистан, Гиндукуш, юго-вост. Тибет, сев-вост. Индия) и Вост. (сев. Мьянма, Китай — пров. Юннань) Азия.

В ДС ЛТА с 1959 г. В Верхнем ДС 2 экземпляра. Один получен из Бот. сада Нью-Йорка (США) — плодоносящее дерево, 38 лет, 16 м выс., ствол 32 см в диам. Второй прислан из дендрария г. Шопрона (Венгрия) и представляет собой дерево в возрасте 18 лет, 5.0 м выс., ствол 7.7 см в диам. в вегетативном состоянии. Зимостойкость I.

Sect. 4. Cembra Spach

Апофиз толстый. Семена бескрылые.

18. *P. cembra* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 1419. — *P. montana* Lam. 1778, Fl. Fr. 3 : 651. — *Apinus cembra* (L.) Neck. 1790, Elem. Bot. 3 : 270. — *Cembra montana* (Lam.) Opiz, 1852, Seznam : 27, comb. illeg. — Сосна европейская, или европейский кедр.

Распространение: горы Европы (от Приморских Альп до Нижней Австрии и Карпат).

В ЛТА с 1887 г. В ДС имеется 1 экземпляр. Это плодоносящее дерево в возрасте более 100 лет, 19 м выс., со стволом 50 см в диам. В питомнике 4 экземпляра в вегетативном состоянии, выращенные из семян собственной репродукции, возраст 6 лет, 0.7—1.5 м выс. Зимостойкость I.

19. *P. koraiensis* Sieb. et Zucc. 1842, Fl. Jap. 2 : 28. — *P. cembra* L. β *excelsa* Maxim. ex Rupr. 1857, Bull. Acad. Sci. Petersb. 15 : 141. — *P. mandschurica* Rupr. 1857, Bull. Acad. Sci. Petersb. 15 : 382. — *P. cembra* L. var. *manchurica* Mast. 1898. Bull. Herb. Boiss. 6 : 271. — Сосна корейская, или корейский кедр.

Распространение: Вост. Азия (Нижне-Зейский, Буреинский, Уссурийский районы (Дальний Восток России); горы сев.-вост. КНДР и Китая; Японские о-ва: Хонсю и Сикоку).

В ДС ЛТА с 1955 г. В Верхнем ДС имеется 12 экземпляров. Из них 2 экземпляра получены из семян собственной репродукции. Это деревья в вегетативном состоянии,

в возрасте 41 года, 5 м выс., со стволом 8.5 см в диам. 5 экземпляров выращены из семян, полученных из Пекина (Китай). Деревья в возрасте 40 лет, 8.5 м выс., ствол 10—11 см в диам. Два из них впервые заплодоносили в 1995 г., остальные находятся в вегетативном состоянии. Еще 5 экземпляров неизвестного происхождения. Это плодоносящие деревья в возрасте 35 лет, 8—9 м выс., со стволом 18—19 см в диам. В Нижнем ДС имеется 1 экземпляр, полученный из г. Яссы (Румыния), — неплодоносящее дерево в возрасте 32 лет, 1.7 м выс., ствол 1.7 см в диам. Кроме того, в питомнике имеются 7 экземпляров, выращенных из семян собственной репродукции, в возрасте 8—10 лет, 0.2—0.3 м выс., и 10 экземпляров, полученных в виде семян из Приморского леспромхоза (Дальний Восток), которые представляют собой плодоносящие деревья в возрасте 20 лет, 1—2.5 м выс. Зимостойкость I.

20. *P. sibirica* Du Tour. 1803, Nouv. Dict. Hist. Nat. 18 : 18. — *P. cembra* var. *sibirica* Loud. 1838, Arbor. Frut. Brit. 4 : 2275. — *P. sibirica* (Loud.) Mayr, 1900, Allg. Forst. Jagd-Zeit. 76 : 117. *P. cembra* subsp. *sibirica* (Rupr.) Kryl. 1927, Фл. Зап. Сибири 1 : 77. — Сосна сибирская, или сибирский кедр.

Распространение: бореальная часть Евразии (северо-восток европейской части России (Коми, Урал), верховья Лены и Алдана, Забайкалье, Алтай, сев. Монголия).

В ДС ЛТА с 1938 г. Один образец — в вегетативном состоянии, возраст 58 лет, 8.5 м выс., со стволом 12.5 см в диам.; еще 4 плодоносящих экземпляра неизвестного происхождения — деревья в возрасте 34 лет, около 9 м выс., со стволом 18 см в диам. Кроме того, в питомнике имеется 7 экземпляров (посаженных в 1991 г.) 1.8—3.5 м выс. Зимостойкость I.

Примечание. В дендрарии ЛТА имеются 2 экземпляра, представляющие собой *P. sylvestris*, привитый на *P. sibirica*. 1-й экземпляр — плодоносящее дерево в возрасте 35 лет, 7—8 м выс., со стволом 5 см в диам.; 2-й экземпляр 5 м выс., находится в вегетативном состоянии. Зимостойкость I.

21. *P. pumila* (Pall.) Regel, 1859, Index Sem. Horti Petropol. : 23. — *P. cembra* L. var *pumila* Pall. 1784, Fl. Ross. 1, 1 : 5, tab. 2, fig. *f—h*. — Сосна низкая, или кедровый стланик.

Распространение: Сев.-Вост. Азия (от Вост. Сибири до п-ова Корея, о-в Хонсю).

В ДС ЛТА (в питомнике) с 1988 г. Имеются 6 экземпляров, полученных из естественных мест обитания (Камчатка), — это кустовидные неплодоносящие деревья в возрасте 8 лет, 0.1—0.3 м выс. Зимостойкость I.

При анализе наших данных и данных прошлых лет, имеющихся в литературных источниках (см. таблицу), видно, что всего за годы существования дендрологического сада ЛТА здесь было испытано и выращивалось в открытом грунте 48 видов сосен. Из них 25—27 видов являются экзотическими, теплолюбивыми, вследствие чего бóльшая часть из них не прошла испытаний и вымерзла или выбыла из коллекции по другим причинам (ураганы, недостаток света и др.). Виды, сосредоточенные в современной коллекции, имеют в основном евразиатское и североамериканское происхождение, они, как правило, адаптированы к суровым условиям нашего климата. Работа по интродукции сосен и других хвойных в ЛТА активно продолжается, поэтому предлагаемый список сосен является не окончательным и, вероятно, впоследствии будет дополнен новыми видами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акимов П. А., Булыгин Н. Е. Наиболее интересные деревья и кустарники дендрологического сада и парка Ленинградской лесотехнической академии им. С. М. Кирова. Л., 1961. 111 с.

Андронов Н. М. Деревья и кустарники дендрологического сада и парка Ленинградской лесотехнической академии им. С. М. Кирова. Л., 1962. 112 с.

Булыгин Н. Е. Динамика формирования цветочных зачатков у древесных растений в Ленинграде: Автореф. дис... канд. биол. наук. Л., 1965. 44 с.

Булыгин Н. Е. Дендрология: фенологические наблюдения над хвойными породами. Л., 1974. 82 с.

Булыгин Н. Е. Дендрология: фенологические наблюдения над хвойными породами. Л., 1979. 97 с.

Булыгин Н. Е., Фирсов Г. А., Комарова В. Н. Основные результаты и перспективы дальнейшей интродукции хвойных на северо-западе России. Л., 1989. 141 с.

Вольф Э. Л. Наблюдения над морозостойкостью деревянистых растений // Тр. бюро по прикл. бот. 1917. Т. 10. № 1. С. 1—146.

Шредер Р. И. Наблюдение над разводимыми в С.-Петербургском лесном институте деревьями и кустарниками, относительно их неприхотливости при особенном внимании необыкновенно жестокой зимы 1860—1861 г. // Акклиматизация. 1861. Т. 2. Вып. 9. С. 181—458.

Шредер Р. И. Список древесных пород // Отд. оттиск из кн.: Русский огород, питомник и плодовый сад. СПб., 1890. 90 с.

Landry P. Les sous-genres et les sections du genre *Pinus* // Le Naturaliste canadien. 1974. Vol. 101. № 5. P. 769—779.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Санкт-Петербургская
лесотехническая академия

Получено 8 VII 1997

SUMMARY

A complete list of pine species being cultivated in the Dendrological Garden of St.Petersburg Forest Academy is given. The species of pines in the list arranged according to the system by Landry (1974). Given for each species are brief synonymics, data on its geographical distribution, site of origin of planting material, current condition of trees and their frosthardiness.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.757.2(574.4)

© К. С. Байков

НОВЫЙ ВИД РОДА *EUPHORBIA (EUPHORBIACEAE)* ИЗ ВОСТОЧНОГО КАЗАХСТАНА

K. S. BAIKOV. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *EUPHORBIA (EUPHORBIACEAE)* FROM THE EAST KAZAKHSTAN

Приведены описание и рисунок нового вида *Euphorbia saurica* (секция *Esula*), собранного в Восточном Казахстане (хребет Саур). Обсуждается его положение в системе рода, указаны отличия от наиболее близких видов *E. irgisensis* и *E. andrachnoides*.

Ключевые слова: новый вид, *Euphorbia*, Казахстан.

В июне 1998 г. Алтайским государственным университетом была организована экспедиция в Восточный Казахстан (окрестности Зайсанской котловины и окружающие ее предгорья и хребты). В районе Аккизельской впадины (хребет Саур, около 10 км за перевалом Сайкан) А. Н. Куприяновым был обнаружен вид молочая, который следует рассматривать как новый для науки — *E. saurica* sp. nov.

Проведенные нами дополнительные сборы растений этого вида и наблюдения за условиями их обитания показали, что новый вид приурочен к глинисто-песчаниковым грядам южной экспозиции (переслаиваниям аргиллитов и песчаников) и встречается небольшими группами по 10—20 особей. Невозможность отнести *E. saurica* к комплексу *E. subcordata* в широком смысле связана со значительным морфологическим своеобразием нового вида, не вписывающегося в расплывчатые контуры этого полиморфного комплекса. В него входят *E. subcordata* C. A. Mey. (каменистые степные склоны предгорий), *E. caesia* Kar. et Kir. (опустыненные песчаные степи), «*E. subcordata*» с продолговатыми срединными листьями (равнинные настоящие степи) и *E. eriophylla* Kar. et Kir., который мы вслед за E. Boissier (1862) и Я. И. Прохановым (1933) рассматриваем в качестве внутривидового таксона *E. subcordata* C. A. Mey. (встречается совместно, отличаясь от типовой формы только опушением из более или менее заметных волосков). Как показали проведенные в связи с этой находкой сравнительно-морфологические исследования, новый вид ближе всего стоит не к группе родства *E. subcordata*, а к двум другим видам — *E. andrachnoides* Schrenk и *E. irgisensis* Litv., которые относятся к группе близкородственных видов, по нашим представлениям примерно соответствующей описанному Прохановым (1949, 1964) ряду *Andrachnoides* Prokh. из подсекции *Esulae* Boiss. секции *Esula* W. Koch. На это указывают такие признаки нового вида, как невысокие, до 25 см выс., побеги, относительно короткие и широкие листья генеративных побегов (при ширине около 10 мм их длина обычно не более чем в 2.5 раза превышает ширину), более или менее утолщенные столбики, примерно на треть длины сросшиеся основаниями. Важным отличительным признаком нового вида следует считать опушение плодов и столбиков, состоящее из очень коротких отстоящих волосков, хорошо заметных только под лупой.

Euphorbia saurica Baikov sp. nov. (sect. *Esula* W. Koch, subsect. *Esulae* Boiss.). — Herbae perennes, ca 20 cm altae, sub lente brevissime et dense pubescentes glauco-virides, lutescentes. Rhizoma subverticale, apice caules paucos emittens. Caules erecti, firmuli, floriferi ad basin ramosi, steriles simplices subaequilongi. Umbellae radii 8—10,

bifidi. Folia caulium floriferorum pollicaria, crassiuscula, subtrinervia, integra, sessilia, e basi rotundata elliptica vel ovato-elliptica, retusa, ramorum sterilium oblongo-spathulata. Involucri phylla elliptica. Folia caulium sterilium angustiora, oblonga. Involucelli phylla lutescentia, e basi rotundata rhombeo-ovata, obtusa. Cyathia campanulata, lobis ovatis, dense pubescentibus. Nectaria semilunata, cornibus Latis, apice dilatatis, nectarii latitudini subaequilongis ornata. Styli crassiusculi, sub lente brevissime pubescentes, basi ad tertiam partem coaliti, apice bifidi, evidenter incrassati. Capsula immatura brevissime pubescens, ellipsoidea, trisulcata, apice subdepressa, lobis dorso rotundatis, elevato-punctulatis. Semina ellipsoidea, laevia. Caruncula sessilis, hemisphaerica, ventre bipartita (fig. 1).

Typus: Kazachstania Orientalis, jugum Saur, ca 10 km ultra trajectum Saikan, depressio Akkizel, declivites australes argilloso-arenosae (in stratis argillosis et arenosis), 16 VI 1998, fl. et fr. im., A. N. Kuprijanov, K. Baikov (LE, isotypi — ALTB, NSK, TK).

Affinitas. Species nostra *E. irgisensi* Litv. et *E. andrachnoidi* Schrenk similis est, sed foliis caulium floriferorum majoribus crassiusculis subtrinervibus e basi rotundata ellipticis ovato-ellipticisve, involucelli phyllis lutescentibus, capsula et stylis sub lente brevissime pubescentibus distincta. Ab *E. irgisensi* umbellae radiis 8—10 (non 4—6), ab *E. andrachnoidi* caulibus sterilibus floriferis haud longioribus, foliis caulium sterilium majoribus (pollicaribus) quoque facile dignoscitur.

Area geographica. Montes Saur-Tarbagatai, jugum Saur. E loco unico tantum nota (fig. 2).

Многолетние травы около 20 см выс., очень коротко и густо опушенные (под лупой), сизо-зеленые, желтеющие. Корневище почти вертикальное, наверху с немногими побегами. Побеги прямые, довольно крепкие, генеративные — от основания ветвистые, стерильные — простые, почти равные по высоте генеративным. Лучи зонтика в числе 8—10, двураздельные. Листья генеративных побегов около 2.5 см дл., толстоватые, почти трехнервные, цельные, сидячие, из округлого основания эллиптические или яйцевидно-эллиптические, наверху притупленные. Листья на вегетативных ветвях продолговато-лопатчатые. Зонтичные листья эллиптические. Листья вегетативных побегов более узкие, продолговатые. Прицветные листья желтеющие, из округлого основания ромбовидно-яйцевидные, тупые. Циатий колокольчатый, с яйцевидными, густо опушенными лопастями. Нектарники полулунные, с рожками, на конце расширенными, почти равными в длину ширине нектарника. Столбики утолщенные, очень коротко опушенные (под лупой), в основании на треть сросшиеся, наверху двураздельные, заметно утолщенные. Незрелая коробочка очень коротко опушенная, эллипсоидная, трехбороздчатая, наверху слегка вдавленная, с округленными, приподнято-мелкоточечными по спинкам лопастями. Семена эллипсоидные, гладкие. Присемянник сидячий, полусферический, с брюшной стороны двураздельный (рис. 1).

Тип: Восточный Казахстан, хребет Саур, около 10 км за перевалом Сайкан, Аккизельская впадина, южные глинисто-песчаниковые склоны (на переслаиваниях аргиллитов и песчаников), 16 VI 1998, цв. и незр. пл., А. Куприянов, К. Байков (LE, изотипы — ALTB, NSK, TK).

Родство. Вид сходен с *E. irgisensis* Litv. и *E. andrachnoides* Schrenk, но отличается более крупными, толстоватыми, почти трехнервными, из округлого основания эллиптическими или яйцевидно-эллиптическими листьями генеративных побегов, желтеющими прицветниками, очень коротко опушенными коробочкой и столбиками. От *E. irgisensis* легко отличается 8—10-лучевым зонтиком, от *E. andrachnoides* — вегетативными побегами, не длиннее генеративных, более длинными (до 2.5 см дл.) листьями вегетативных побегов.

Область распространения. Горы Саур-Тарбагатая, хребет Саур. Пока известен только из одного местонахождения (рис. 2).

Хорологически новый вид наиболее тесно связан с ареалом *E. subcordata*, поэтому основные тенденции в его формировании могут соответствовать таковым в эволюци-

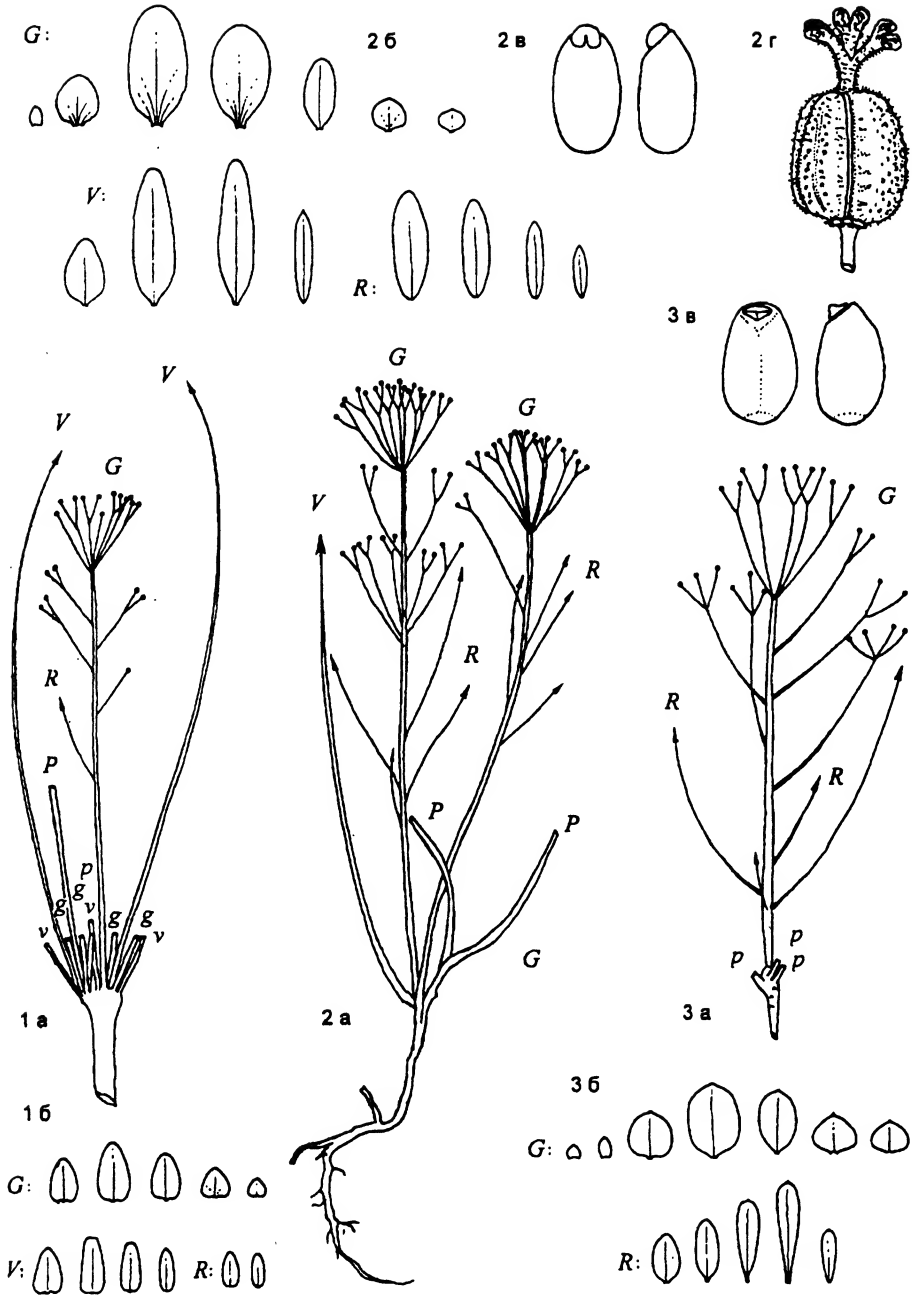


Рис. 1. Основные морфологические признаки *Euphorbia andrachnoides* (*1*), *E. saurica* (2) и *E. irgisensis* (*3*).

а — схема побеговой системы, *б* — листовые ряды, *в* — незрелые семена, *г* — коробочка, *G* — генеративный побег и его листовой ряд, *V* — вегетативный побег и его листовой ряд, *R* — вегетативная ветвь и соответствующий ей листовой ряд, *P* — остатки прошлогодних побегов. На схеме побегов *E. andrachnoides* малыми буквами обозначены нижние участки соответствующих побегов.

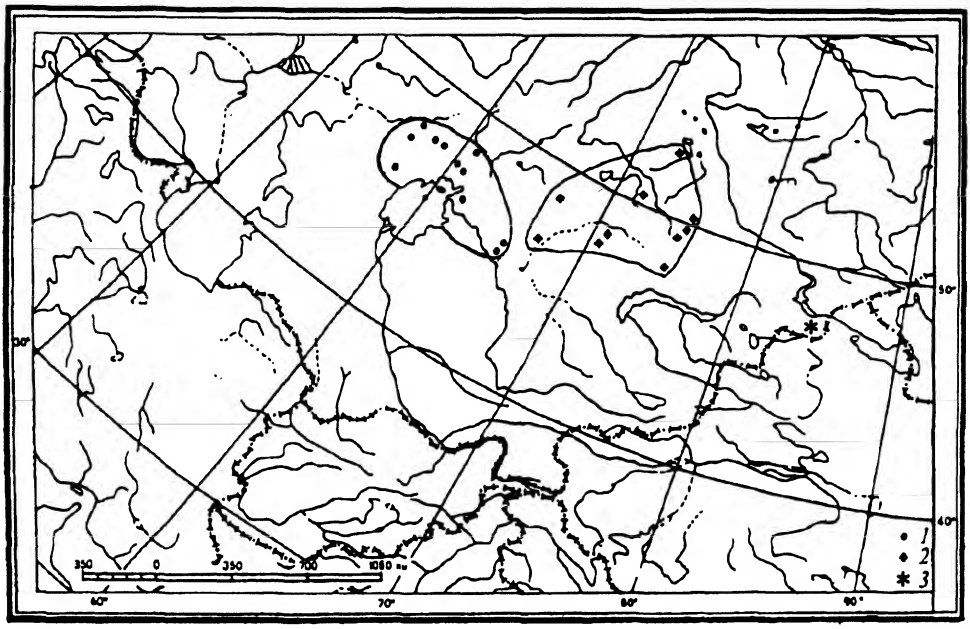


Рис. 2. Распространение *Euphorbia irgisensis* (*1*), *E. andrachnoides* (*2*) и *E. saurica* (*3*).

онной линии от *E. subcordata* к *E. andrachnoides* (уменьшение высоты побегов; укорочение и расширение листовой пластинки, сопровождавшиеся изменением формы верхушки листьев; утолщение столбиков). Такая гипотеза предполагает происхождение *E. andrachnoides* от *E. subcordata* на основе филетической (линейной) эволюции его северо-западных популяций, связанной с адаптацией к новым, более засушливым (Казахский мелкосопочник), условиям обитания. Однако не исключена и дивергенция этих видов от общего предкового вида, в настоящее время несохранившегося. Перенесение такой модели видообразования на происхождение *E. saurica* делает необходимым объяснить закрепление в популяциях этого вида очень короткого и густого опушения (в территориально близких популяциях *E. subcordata* преобладают голые растения, а опушенные экземпляры покрыты более редкими и более длинными волосками) и эллиптических срединных листьев на генеративных побегах, что указывает на возможность гибридного происхождения нового вида. Распространение *E. saurica* на территории, значительно удаленной от сходных по климатическим условиям, указывает на изолированность этих популяций от филогенетически близких *E. andrachnoides* и *E. irgisensis*, а также, возможно, на реликтовый характер его ареала. При отсутствии данных о распространении этого вида в других районах следует считать *E. saurica* узким эндемиком, приуроченным к своеобразной по гидротермическому режиму Аккизельской впадине (хребет Саур).

Основные отличия нового вида от морфологически близких видов можно отразить в ключе для их определения.

1. Из расположенных на каудексе (подземном участке побеговой системы) почек возобновления развиваются только генеративные годичные побеги. Они почти от основания ветвятся, формируя сначала боковые вегетативные побеги («нецветущие ветви», которые обычно не перерастают соцветие), затем — генеративные (лучи соцветия). Верхушечный зонтик обычно 4—6-лучевой (рис. 1) . . . . . *E. irgisensis.*

\+ Из почек возобновления развиваются как генеративные годичные побеги, формирующие наверху зонтиковидное соцветие, так и вегетативные (нецветущие). Верхушечный зонтик обычно 8—10-лучевой . . . . . 2.

2. Корень вертикальный, с компактным многопобеговым каудексом. Побеги голые или опушенные. Срединные листья генеративных побегов заостренно-яйцевидные, обычно не более 15 мм дл. Срединные листья вегетативных побегов наверху усеченные (плоскообрезанные), до 15 мм дл. Вегетативные побеги нередко превышают по высоте побеги генеративные (рис. 1) ..... *E. andrachnoides.*

\+ Каудекс шнуровидный, корневищеподобный, иногда косо восходящий, малопобеговый. Побеги всегда густо и очень коротко опушенные. Срединные листья генеративных побегов эллиптические, около 25 мм дл. Срединные листья вегетативных побегов продолговатые, наверху притупленные, до 30 мм дл. Вегетативные побеги обычно не превышают по высоте побеги генеративные (рис. 1) ..... *E. saurica.*

Исследование выполнено при поддержке РФФИ, грант 98-04-49459.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Проханов Я. И. Систематический обзор молочаев Средней Азии. М.; Л., 1933. 241 с.

Проханов Я. И. Род *Euphorbia* // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 304—495, 734—744.

Проханов Я. И. Конспект системы молочаев СССР. Добавления и изменения // Новости сист. высш. раст. 1964. Т. 1. С. 226—237.

Boissier E. Euphorbiaceae // Candolle A. P. de. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1862. Vol. 15. N 2. P. 3—188.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 24 IX 1998

SUMMARY

The description and illustration of a new species *Euphorbia saurica* Baikov, sp. n. (section *Esula*), collected in East Kazakhstan (range Saur) is given. Its position in the system of the genus is discussed, differences from the closely related species *E. irgisensis* and *E. andrachnoides* are specified.

УДК 582.675.1(571.61)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 4

© С. Г. Кудрин

НОВЫЙ ВИД РОДА *PULSATILLA (RANUNCULACEAE)* ИЗ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

S. G. KUDRIN. A NEW SPECIES OF THE GENUS *PULSATILLA (RANUNCULACEAE)* FROM AMUR REGION

Описан новый для науки вид *Pulsatilla archarensis* — эндемик поймы р. Архара.
Ключевые слова: новый вид, *Pulsatilla.*

Во время полевых работ в Архаринском р-не Амурской обл. в пойме нижнего течения р. Архара в 20 км от впадения в р. Амур был обнаружен новый вид, неизвестный ранее для флоры Хинганского заповедника и его окрестностей.

Ниже приводится его описание.

Pulsatilla archarensis[1] **Kudrin sp. nov.** — Planta herbacea perennis, 10—25(30) cm alta, cum caulibus 1—2 et foliis radicalibus rosulantibus 2—4, initio dense patenter pilosa,

[1] От названия р. Архара, в пойме которой найден вид.

dein pro parte glabrescens. Folia radicalia anthesi abeunte oriunda circuitu late ovata, ad 15 cm lg., 7 cm lt., ter impari-pinnatisecta, segmentis primariis trijugis, omnibus in lacinulas terminales lineari-lanceolatas acutas 1.0—1.5 mm lt. simili modo pinnatisectis. Folia involucri abortiva sessilia, basi segmentis lateralibus connata; profunde (fere ad basin) in lacinias anguste lineares, interrimas vel apice lobis 2—3 denticuliferis praeditas palmatipartita. Pedunculi sub efflorescentia foliis involucri breviores, erecti, dein elongati, fructiferi parte caulis inferius disposita non minus quam 2-plo longiores. Flores 4 cm lg. et ad 4 cm lt., recti, cyaneo-violacei, magni, semipatentes, extra appresse pilosi. Perianthii phylla 7—9; 3.5—4.0 cm lg., 1.0—2.5 lt.; pro more ad 1/2—3/4 in lacinias 3 apice lobatas vel integerrimas partita. Stamina perianthii phyllis 3—4-plo breviora planta. Fructus multinucula ad 10 cm in diam. Carpella longa, pilosa. Stylus (stylodium) 3.5—4.0 cm lg., rubello-violaceus, a basi pilosus pilis albis patulis tectus.

Typus: Russia, prov. Amur, distr. Archarinsky, vallis vere inundata fluminis Archara 11 km ad meridiem a statione Archara. Pratum siccum, in solo arenoso ad flumen Archara, 10 V 1996, S. G. Kudrin (LE, isotypi — VLA, MW).

Paratypi: Russia, prov. Amur, distr. Archarinsky, vallis vere inundata fluminis Archara 11 km in meridiem a statione Archara. Pratum siccum, in solo arenoso ad flumen Archara, 26 V 1996, 18 VI 1996, S. G. Kudrin (LE, VLA, MW, MHA).

Affinitas. A proxima *P. turczaninovii* Kryl. et Serg. perianthii phyllis pluribus (7—9 nec 6) et dissectione eorum, foliorum involucri laciniis minus incisis et latioribus differt. Ob perianthii phyllorum numerum *P. taraoi* (Makino) Takeda ex Zam. et Paegle, speciei in insulis Kurilensibus obviae similis est.

Distributio. Planta vallis vere inundatae fluminis Archara endemica. Species e loco classico tantum nota.

Многолетнее травянистое растение 10—25(30) см выс., со стеблями в числе 1—2 и розеткой из 2—4 прикорневых листьев. Растение вначале густо оттопыренно волосистое, затем отчасти теряющее опушение. Прикорневые листья появляются к концу цветения, в очертании широкояйцевидные, до 15 см дл. и 7 см шир., трижды непарно-перисторассеченные; с тремя парами сегментов первого порядка; все сегменты сходным образом перисторассеченные на линейно-ланцетные, острые конечные дольки 1.0—1.5 мм шир. Листья покрывала недоразвитые, сидячие, в основании сросшиеся друг с другом боковыми сегментами; глубоко (почти до основания) пальчато-раздельные на узколинейные доли, которые цельнокрайные или на верхушке с 2—3 зубчатыми лопастями. Цветоносы при распускающихся цветках короче листьев покрывала, прямые, затем удлиняются, при плодах не менее чем в 2 раза превышают нижерасположенную часть стебля. Цветки 4 см дл. и до 4 см шир., прямые, сине-фиолетовые, крупные, полураскрытые, снаружи прижато-волосистые. Листочки околоцветника в числе 7—9, 3.5—4.0 см дл. и 1.0—2.5 см шир.; обычно на 1/2—3/4 разделены на три доли с лопастными или цельнокрайными верхушками. Тычинки в 3—4 раза короче листочков околоцветника, желтые. Плод — многоорешек до 10 см в диам. Плодики длинноватые, волосистые. Столбик (стилодий) 3.5—4.0 см дл., красновато-фиолетовый, волосистый от основания, с белыми отстоящими волосками.

Тип: Россия, Амурская обл., Архаринский р-н, пойма р. Архары, в 11 км на юг от ст. Архара, сухой луг на песчаной почве у р. Архара, 10 V 1996, С. Г. Кудрин (LE, изо — VLA, MW).

Паратипы: Россия, Амурская обл., Архаринский р-н, пойма р. Архары, в 11 км на юг от ст. Архара, сухой луг на песчаной почве у р. Архара, 26 V 1996, 18 VI 1996, С. Г. Кудрин. Хранятся в LE, VLA, MW, MHA и в гербарии Хинганского заповедника (пос. Архара, Амурской обл.).

Родство. От близкого вида *P. turczaninovii* Kryl. et Serg. отличается большим (7—9, а не 6) количеством листочков околоцветника и их рассеченностью; менее надрезанными и более широкими долями листьев покрывала. Количеством листочков околоцветника близок к *P. taraoi* (Makino) Takeda ex Zam. et Paegle — виду, встречающемуся на Курильских о-вах.

Распространение. Эндемик поймы р. Архара, известный пока из единственного местонахождения.

Искренне благодарен Н. С. Пробатовой, Н. С. Павловой, В. В. Якубову, В. Ю. Баркалову (Биолого-почвенный институт ДВО РАН БПИ) и С. Д. Шлотгауэр, А. А. Бабурину, М. Х. Ахтямову (Институт водных и экологических проблем ДВО РАН — ИВЭП) за консультации; А. Е. Кожевникову (БПИ) за большую помощь, оказанную при составлении описания; В. И. Ермичевой (Московская медицинская академия) за проверку латинского диагноза.

Работа выполнена при финансовом содействии Академии естественных наук и Международного научного фонда.

Хинганский государственный
природный заповедник
пос. Архара Амурской области

Получено 16 VII 1997

УДК 582.998(571.15+574)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 4

© А. Н. Куприянов

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *ARTEMISIA (ASTERACEAE)* ИЗ АЛТАЯ И КАЗАХСТАНА

A. N. KUPRIYANOV. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *ARTEMISIA* (*ASTERACEAE*) FROM ALTAI AND KAZAKHSTAN

Приведено описание двух новых видов *Artemisia*.

Ключевые слова: новый вид, *Artemisia*.

Artemisia kotuchovii Kupr. sp. nov.

Planta perennis rhizomate longo repenti, caulibus paucis erectis (70)75—85(90) cm, in parte superiore breviter glanduloso-pubescens.

In axillis foliorum caulinorum mediorum caules vegetativi interjecti. Folia simplicia, linearia, nonnulla caulina inferiora et media trilobata, glabra, 2—5 mm lt., (15)20—70 mm lg. Calathidia numerosa semiglobosa 3—5(6) mm diam., in paniculam latam collecta; involucri phylla glabra, levia, externa lanceolata 3.5 mm lg., 2.0—2.5 mm lt., late scariosa, interna late scariosa, ovata. Flores marginales feminei 25—30 corolla tubulosa, discoidei (17)24—30, steriles, campanulati, rubentes, corolla quinquedentata; antherae appendicula apicali acutata terminatae. Stigma pistilli rudimentalis integrum. Achenia parva 0.6—0.7 mm lg., planiuscula, ovoidea, verrucosa, fusca.

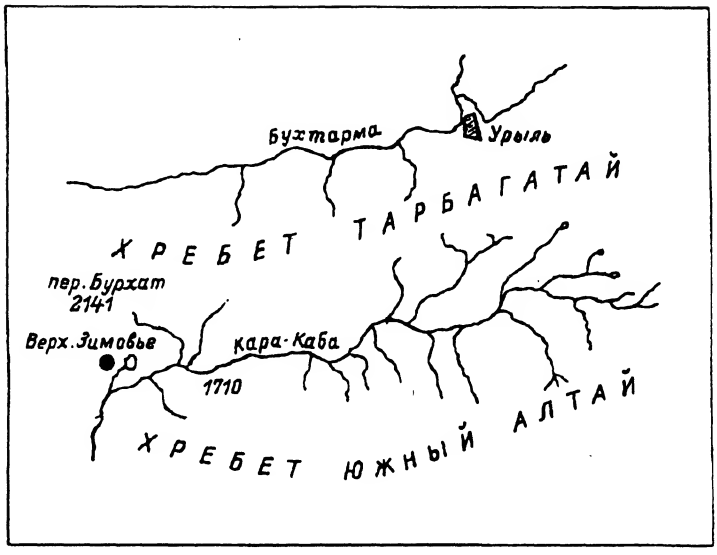
Typus: Kazachstan, prov. Kazachstania Orientalis, jugum Tarbagatai, depressio Karabalinskaja, 2000 m. s. m, declive stepposum, Ju. Kotuchov, 29 VII 1988 (LE, iso — ALTB).

Affinitas. Ab *A. dracunculo* L. calathidiis amplioribus 3—5(6) mm diam. (nec (2)2.5—4.0), semiglobosis (nec globosis) floribus femineis pluribus 25—30 (nec 7), pubescentia glandulosa densa in parte superiore caulis differt.

Distributio. Kazachstan. Jugum Tarbagatai.

Species in honorem botanistae, florae Altai exploratoris J. A. Kotuchovii nominatur.

Растение многолетнее, с длинными ползучими корневищами, с немногочисленными прямостоящими (70)75—85(90) см стеблями, в верхней части коротко железисто опушенное. В пазухах средних стеблевых листьев имеются вставочные вегетативные побеги. Листья простые, линейные, некоторые нижние и средние стеблевые трехлопастные, голые, (15)20—70 мм дл., 2—5 мм шир. Корзинки многочисленные, полуша-



Местонахождение *Artemisia kotuchovii.*

ровидные, 3—5(6) мм в диам., собранные в широкую метелку; листочки обертки голые, гладкие; наружные — ланцетные, 3.5 мм дл., 2.0—2.5 мм шир., широкопленчатые; внутренние — широкопленчатые, яйцевидные. Пестичные краевые цветки в числе 25—30, их венчик трубчатый; цветки диска в числе (17)24—30, стерильные, колокольчатые, красноватые, венчик 5-зубчатый, апикальный придаток заостренный, рыльце рудиментарного пестика цельное. Семянки мелкие, 0.6—0.7 мм дл., плосковатые, удлиненно-яйцевидные, бороздчатые, бурые.

Тип: Казахстан. Восточно-Казахстанская обл., хр. Тарбагатай. Восточная окраина Карабалинской впадины, 2000 м над ур. м., остепненный склон, 29 VII 1988, Ю. Котухов (LE, iso — ALTB).

Родство. От *A. dracunculus* L. отличается более крупными (3—5(6) мм в диам., а не (2)2.5—4 мм) полушаровидными (а не шаровидными) корзинками, более многочисленными плодущими цветками (25—30, а не 7), густым железистым опушением верхней части стебля.

Распространение. Хр. Тарбагатай, высокогорные степи (см. рисунок).

Вид назван в честь ботаника, исследователя флоры Рудного Алтая Юрия Андреевича Котухова.

Artemisia pineticola Kupr. sp. nov.

Suffruticulus caulibus basi lignificatis. Radix crassa, multiceps, ramosa, caules numerosos, fructiferos et steriles crassiusculos evolvens. Caules steriles ad 5 cm lg. caespitulum laxum formantes, fructiferi 25—40 cm alt. pubescentia non detergibili densa grisea tecti. Folia caulina inferiora et caulium sterilium dense griseo-pubescentia, punctato-glandulosa, petiolis non dilatatis, ad anthesin manentia (1.5)2.0—4.0 cm lg. et 0.7—1.5 cm lt., bis-ter pinnatisecta, lacinulis terminalibus obtusiusculis linearibus 2—4 mm lg. Calathidia numerosa magna 3—4 mm lg., 1.5—1.7 mm lt., sessilia vel breviter pedunculata, sursum stricta, in paniculam crebram confertam densam ramulis cauli primario appressis ad 6 mm lg. collecta. Involucri phylla quadriseriata, externa ad 1.5 mm lg., dense pubescentia, intima — 3.5 mm lg.; lanceolata, glabra, margine late membranacea. Flores (4—5)2.2—3.0 mm lg., corollae flavae vel roseae, glandulosae, tubulosae quinquedentatae. Antherae lanceolato-lineares, appendicula superiore subulata, inferiore brevi, obtusiuscula. Stylus lobis truncatis margine superiore ciliatis. Achenia brunnea, oblongo-ovoidea apiculo oblique truncato.

Typus: Prov. Altai, d. Loktevski, inter pag. Novenkoë et opp. Gorniak, lacus salsi, 16 IX 1995, O. Gurbanova, E. Zhogol, I. Chrustaleva (LE, iso — ALTB).

Affinitas. Ab *A. gracilescenti* Krasch. et Iljin calathidiis amplis, 3—4 mm lg., 1.5—1.7 mm lt. (nec 2—2.5 mm lg., 1 mm lt.), petiolis basi non dilatatis, caespitulo laxiore et caulibus fructiferis crassis differt.

Distributio. Rossia, prov. Altai (fig. 2).

Полукустарничек с одревесневающими в основании побегами. Корень толстый, многоглавый, ветвистый, развивающий многочисленные довольно толстые плодущие и бесплодные побеги. Вегетативные побеги до 5 см дл. образуют рыхлую дернинку. Генеративные побеги в числе 7—20, 25—40 см выс., с нестирающимся плотным серым опушением. Нижние стеблевые листья и листья вегетативных побегов густо серо опушенные, точечно железистые с нерасширенным основанием черешков, сохраняющиеся до цветения (1.5)2.0—4.0 см дл. и 0.7—1.5 см шир., дважды—трижды перисто рассеченные: конечные дольки туповатые, линейные, 2—4 мм длины. Корзинки многочисленные, крупные, 3—4 мм дл. и 1.5—1.7 мм шир., сидячие или на коротких ножках, вверх торчащие, собраны в густую плотную метелку с веточками, прижатыми к главному стеблю до 6 см дл. Листочки обертки четырехрядные: наружные до 1.5 мм, густо опушенные; самые внутренние — 3.5 мм, ланцетные, голые, с широким перепончатым краем. Цветки (в числе 4—5) 2.2—3 мм дл., венчики желтые или розовые, железистые, трубчатые, 5-зубчатые. Пыльники ланцетно-линейные, верхний придаток шиловидный, нижний короткий, туповатый. Столбик с линейными, усеченными лопастями, реснитчатыми по верхнему краю. Семянки коричневые, продолговато яйцевидные с косо срезанной вершинкой.

Тип: Алтайский край, Локтевский р-н, между с. Новеньким и пос. Горняк, соленые озера, 16 IX 1995, О. Гурбанова, Е. Жоголь, И. Хрусталева (LE, iso — ALTB).

Родство. От *A. gracilescens* Krasch. et Iljin отличается более крупными корзинками (3—4 мм дл. и 1.5—1.7 мм шир., а не 2—2.5 мм дл. и 1 мм шир.), нерасширенными основаниями черешков листьев, более рыхлой дернинкой и толстыми плодущими побегами.

Распространение. Россия, Алтайский край.

Алтайский государственный университет
Барнаул

Получено 16 IV 1997

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57):58

© И. А. Линчевский

ВОСПОМИНАНИЯ О ВСТРЕЧАХ С Н. И. ВАВИЛОВЫМ[1]

I. A. LINCHEVSKY. REMINISCENCES OF THE MEETINGS WITH N. I. VAVILOV

1. Ташкент, весна 1928 года.

В то далекое время я, тогда еще студент Средне-Азиатского университета, собирался в Кашка-Дарьинскую область Узбекистана для участия в качестве ботаника в почвенно-ботанической экспедиции Ташкентского института почвоведения и геоботаники.

У меня появилась мысль встретиться с Михаилом Григорьевичем Поповым, известным исследователем флоры и растительности Бухары, куда относилась прежде и Кашка-Дарьинская область, и попросить у него совета — на что прежде всего надо обратить внимание, какие растения следовало бы собрать и т. д.

В один из дней апреля 1928 г. наша встреча состоялась. Я получил от М. Г. Попова очень много советов, которые мне потом сильно помогли. А в заключение этой встречи я познакомился с Николаем Ивановичем Вавиловым, который только что приехал в Ташкент и прежде всего направился к М. Г. Попову, тогда уже сотруднику Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур, первой работой которого было исследование диких плодовых растений Средней Азии, в котором я тоже позже принял участие. Нужно ли говорить, что Николай Иванович Вавилов произвел на меня огромное впечатление какой-то особой своей живостью и как бы излучаемой им энергией!

2. Ош-Иркештам, лето 1929 года.

В июне 1929 г., будучи в г. Намангане, где я экскурсировал в его окрестностях, известных своими обширными плодовыми садами, богатыми, в особенности различными сортами абрикоса и граната, я неожиданно получил присланную на «Агроцентр»[2] телеграмму от М. Г. Попова: «Срочно выезжайте Ош обратитесь погранкомендатуру».

Доехав поездом до Андижана, затем автобусом до Оша, я довольно быстро отыскал Ошскую пограничную комендатуру — двор с постройками, складами, множеством лошадей и немногими автомашинами. Это была еще эпоха верхового и вьючного транспорта.

Здесь я встретился с М. Г. Поповым и ... Н. И. Вавиловым, готовящимся, как оказалось, к выезду в пограничную с СССР, самую западную провинцию Китая —

[1] От редакции. Рукопись ныне покойного И. А. Линчевского (1908—1997) была подготовлена к печати Н. Н. Арнаутовым и С. С. Иконниковым. Автор готовил статью для Ботанического журнала, но не успел ее закончить. Статья обрисовывает читателям не только Н. И. Вавилова, но и М. Г. Попова, а также и самого автора в начале его ботанической карьеры.

[2] «Агроцентр» — это, вероятно, уже порядочно забытое название очень полезных в свое время областных или районных организаций, состоящих из нескольких, обычно немногих, сельскохозяйственных специалистов (агрономы, зоотехники, ветеринары, фитопатологи и т. д.), которые давали крестьянам необходимые консультации. Экспедиции, связанные с изучением почв, пастбищ, полезных растений, всегда находили в Агроцентрах приют и всякое содействие (*прим. автора*).

Синцзян, или Кашгарию. Дело было уже к вечеру, и, чтобы поужинать, мы отправились в какую-то довольно мрачную на вид столовую, съели там что-то вроде рагу и запили хорошим компотом, были удивлены внимательностью, аккуратностью и деликатностью официанток; позже, из какого-то разговора я узнал, что большинство официанток в Оше — это бывшие проститутки; в то время их высылали из крупных городов на окраины страны.

На следующий день мы побывали на почте, откуда Николаю Ивановичу надо было отправить срочную корреспонденцию; он собирался также запастись открытками, чем привел в смущение заведующего почтой, попросив продать ему сразу 500 открыток, а на почте же нашлось их только около 300. «Что же мне делать, — говорил Н. И., — ведь у меня около 600 корреспондентов».

Затем мы отправились на базар, обычный восточный базар, с длинными рядами мелких лавок и многими торговцами, сидящими перед разложенными на земле мешочками и коробочками с различными семенами и лекарствами (в числе их всегда бывают сухие листья хазориспанда — *Peganum harmala*, употреблявшиеся для религиозных курений, а также сухие головки мака для многочисленных когда-то любителей курения кальяна).

Известно, что Н. И. в своих восточных экспедициях всегда приобретал образцы семян, продаваемых на таких базарах, и нередко делал очень любопытные находки. У Н. И. было намечено на этот день еще одно дело: ему надо было освоить новый для него фотоаппарат «Лейка», только что полученный из Германии. В одном из уголков базара, устроившись на штабеле тополевых бревен, Н. И. и М. Г. занялись изучением этой фотоновинки. Это была первая модель «Лейки» с нижней (а не боковой) крышкой, требовавшая, как это сразу выяснилось, немалой сноровки для зарядки пленки.

Я воспользовался этой паузой в нашей базарной экскурсии и отправился к лавкам, где продавались меховые изделия. Я уже понял, что придется побывать в высоких горах, а у меня не было с собой ничего теплого. Мне повезло: я быстро нашел хороший большой тулуп из белого козьего меха и купил его, как помнится, за 40 рублей; этот тулуп не раз потом оказывался полезным, в том числе и в холодном декабре 1941 года, во время блокады Ленинграда, при дежурствах на крыше Гербария Ботанического института АН СССР во время фашистских воздушных налетов.

Тем временем по поручению начальника погранкомендатуры был подобран караван до Кашгара из нескольких кашгарцев, возвращавшихся из Ферганы в Кашгар, и необходимого количества верховых и вьючных лошадей.

Николай Иванович очень торопился, и через день мы уже выехали из Оша. Как это часто бывает при выездах караваном в длительную поездку, мы смогли выехать лишь во второй половине дня и засветло доехали только до кишлака Мады, что в начале главного памирского тракта. Здесь мы остановились и провели ночь в придорожном караван-сарае.

На следующий день утром небо оказалось в густых тучах, а вскоре пошел довольно крупный дождь. Нашим караванщикам явно хотелось переждать этот дождь под крышей, к чему их склонял и хозяин караван-сарая, который обратился к нам с советом ехать дальше завтра. Надо было видеть возмущение Н. И. по поводу возможной потери целого дня; после очень твердых и сильных его выражений хозяин караван-сарая отступился, а караванщики бросились вьючить лошадей. Проливной дождь не остановился, и мы ехали, поливаемые им, целый день. Круглые, модные тем летом ковбойские шляпы, которыми обзавелись на базаре в Оше Н. И. и М. Г., намокли и повисли, как и моя парусиновая летняя фуражка. Только к вечеру мы доехали до кишлака Камыш-Курган на боковой дороге, недалеко от перевала на Гульчу, и остановились там в довольно хорошей «Михман-Хане». Быстро принесли вьючные ящики, керосиновый фонарь «Летучая мышь», устроили стол для ужина, Н. И. достал из своего багажа бутылку коньяка и копченую колбасу, и мы быстро согрелись; несмотря на целый день под дождем, никто не заболел. Следующий день был хорошим, обычным, но очень жарким; мы благополучно проехали Гульчу и к

вечеру были в Суфи-Кургане, довольно крупном кишлаке, обычном месте ночевок едущих по памирскому тракту.

Среди ночевавших здесь оказалась и «Золотая экспедиция» геолога Никитина, направлявшаяся на Памир. Вышедший из караван-сарая Н. И. вернулся и сказал, что видел скачущую кавалькаду всадников, обвешанных оружием: девицы с пистолетами, молодые люди — с карабинами. «Как бы они друг друга не перестреляли», — добавил он. Я тоже видел их немного позже. Потом уже в Ташкенте я слышал, что несколько человек из этой экспедиции погибли на Памире во время переправы через Мук-Су, не рассчитав времени этой переправы: оказавшись на островке в широком русле реки, они были смыты сильно поднявшейся к вечеру водой.

Была здесь в эту ночь и корреспондентка английской газеты («Таймс», если я не ошибаюсь). Вечером она неожиданно появилась у нас в караван-сарае, разыскивая «профессора Вавилова». Это был уже конец ее маршрута из Индии через Читрал и Памир. Она произвела на меня странное впечатление: довольно пожилая, но крепкая на вид женщина в верховом костюме, с очень обильным «макияжем» (как это теперь называется) на лице и очень говорливая, что, впрочем, вероятно всегда было профессиональной чертой корреспондентов. Она набросилась на Н. И. просто с яростью и сыпала вопрос за вопросом, Н. И. отвечал спокойно, не торопясь, и, как мне показалось, очень понятно, рассказывая о центрах происхождения культурных растений и о своих поисках их новых форм. «Du you speak English?» — обратилась корреспондентка уже под конец беседы к М. Г. «He not speak, he read and writes English», — ответил за него Н. И.

За Суфи-Курганом дорога была не слишком хорошей; она то шла вдоль шумящей реки Гульчи, то поднималась на довольно крутые склоны долины. На одном из таких склонов нам встретился любопытный караван — около 10, может быть, 15 лошадей. На двух из них был навьючен самый натуральный китайский паланкин, в котором виднелось что-то вроде женской фигуры. Рядом, на лошади с разукрашенной сбруей ехал мальчик лет 12—13, с камчой (нагайкой) в руке, которой он то и дело охаживал своего коня. Позже на заставе в Иркештаме, мы узнали, что это ехали дочь и сын кашгарского губернатора в Пекин учиться. По прямой, караваном, в Пекин тогда надо было ехать из Кашгара чуть ли не 4 месяца, а через Андижан и Москву, поездом, — меньше двух.

Наши караванщики кашгарцы (или кашгарлыки) практически не знали русского языка и поневоле мне пришлось быть переводчиком: я кончал среднюю школу в Ташкенте, в программе у нас был узбекский язык и я знал его в пределах бытового разговора. А язык кашгарлыков очень близок к узбекскому. Это сразу заметил Н. И. и все время нашей поездки до Иркештама спрашивал меня о тех или иных узбекских словах — об их значении в русском языке и сразу же делал записи в своем дневнике.

Временами мы останавливались, слезали с лошадей, собирали растения (почти все из них сразу называл М. Г.; Н. И. собирал главным образом злаки, для которых у него были приготовлены специальные продолговатые конверты в кожаной сумке.

Навстречу нам часто попадались довольно большие кашгарские караваны из лошадей, ишаков, иногда верблюдов. Интересно, что соединялись при этом в фактический караван только верблюды, а лошадей и ишаков пускали «россыпью» стадом, что, видимо, было чем-то удобнее, может быть, тем, что животные могли пастись во время переходов, так как на ночевках поддерживался строгий порядок: протягивались и закреплялись кольями длинные веревки, к которым с обеих сторон привязывались за ногу животные; потом вьюки снимались и укладывались рядами, чтобы утром можно было быстро приготовиться к дальнейшей дороге. Чувствовалось, что вся эта система отработана веками: и рациональная конструкция вьючных седел, и способы крепления вьюков, и специальные узлы для этого. Я позаимствовал из этого то, что было особенно удобно, и в дальнейшем, например при путешествии по Бадхызу (с верблюжьими караванами), по горам Таджикистана (с караванами вьючных ишаков), обучал этому своих караванщиков.

Мало-помалу дорога поднялась довольно высоко на северный склон Алайского хребта. Впереди были перевал Талдык и Алайская долина. Наши караванщики, однако, предложили идти через другой перевал — Шарт-Даван, лежащий несколько восточнее Талдыка, что давало некоторое сокращение пути к Иркештаму. Но одним из условий был очень ранний, почти на рассвете переход через этот перевал, пока снежники будут еще твердыми после ночного мороза и лошади не будут проваливаться в снег.

Под самый перевал мы подошли уже к вечеру, вскипятили чай, поужинали на альпийском лугу. У караванщиков для ночевки были в запасе теплые кошмы, а мы поставили небольшую палатку, в которую забрались все трое. М. Г. предложил положить Н. И. в середину, что мы и сделали, а сверху на нас был тот самый ошский козий тулуп, который здесь впервые по-настоящему пригодился.

Караванщики разбудили нас довольно рано, еще при свете луны, когда было чертовски холодно. Но после горячего чая и небольшого завтрака мы согрелись и быстро собрались в дорогу. На востоке уже розовела заря, когда мы начали подъем, а когда дошли до снежных полей перевала, заблестело всходившее солнце. Мы не опоздали: прошли перевал по хрустящему твердому снегу. Недалеко от нас видели идущих по розовому от солнца снежнику уларов (гималайских индеек, крупных высокогорных птиц, еще не редких в то время), издававших свои своеобразные протяжные крики.

Дальше шел некрутой спуск в огромную, широкую Алайскую долину с возвышающимся на ее южной окраине мощным Заалайским хребтом, с довольно пологими степными увалами на «дне» самой долины. Остановившись на одном из таких увалов, мы увидели подъезжавшую к нам с юга конную группу из двух всадников: впереди загорелый молодой человек с небольшой бородкой, в белой киргизской войлочной шляпе, за ним солдат-пограничник с навьюченной лошадью в поводу. Подъехали, остановились около нас; в таких случаях и в таких местах люди обычно стремятся друг к другу, хотя иногда и взводят тайком курки своих пистолетов; надо, впрочем, заметить, что, насколько я знаю, ни у Н. И., ни у М. Г. в экспедициях никогда не бывало с собой оружия, кроме разве охотничьего. М. Г. решил представить нас подъехавшим: «Академик Вавилов», — сказал он про Н. И. (он был только что, в 1929 г. избран в академики). Молодой человек с бородкой мгновенно оживился и почти вскрикнул: «А Вы знаете, я ведь для Вас везу семена из Читрала!». После этого они с Н. И. сели прямо на землю и у них началась очень живая беседа. Мы с М. Г. отошли, чтобы им не мешать, и занялись сбором растений. Я так и не узнал, кто был этот молодой человек с бородкой, так как Николай Иванович ничего о нем не рассказывал, а может, я просто не слышал. Я знал, конечно, что есть такие люди — отличные знатоки местных языков и обычаев, которым ничего не стоит переодеться и перейти в соседнюю страну, а затем, когда это нужно, вернуться обратно; может быть, это был именно такой человек?

Двигаясь дальше на восток за обогнавшим нас караваном, мы постепенно поднялись в район перевала Таун-Мурун, слабо выраженной возвышенности, представляющей собой водораздел между Таджикской Кызыл-Су, стекающей в бассейн Амударьи, и Кашгарской Кызыл-Су, текущей в бассейн Тарима.

Здесь продолжались те же полынно-степные ландшафты, что и прежде. Нас особенно поразило невероятное обилие сурков в той части Алайской долины, которую нам удалось увидеть. Одновременно с одной точки можно было видеть, вероятно, не меньше полусотни стоящих сурков. Можно представить, какой свист стоял вокруг нас при нашем движении по дороге, когда эти забавные зверьки, издав этот свист — сигнал тревоги, — бросались затем стремглав в свои норы! Посмотрев на карту 10-верстку, Н. И. увидел, что до Иркештама осталось всего-то около 10 верст и, конечно, предложил доехать туда сегодня же. И мы поехали. Дорога казалась прямо-таки бесконечной... Мы ехали уже в темноте, а Иркештама все не было.

Позже мы услышали от пограничников: «Это если по карте, так десять, а если ехать, так все двадцать пять!». Они знали тогдашнюю степень точности некоторых наших карт.

Так или иначе, уже глубокой ночью мы доехали до Иркештама, где были очень любезно приняты начальником заставы, который отвел нам самую большую комнату — свой рабочий кабинет. В Иркештаме мы провели 2 дня (надо было дать отдых и каравану, и людям). Сделали очень интересную экскурсию на возвышающуюся к югу от заставы гору Мальтабар с хорошо выраженным субальпийским поясом, с обширными зарослями можжевельника и *Caragana jubata*, с кусочком елового леса. Наступил день отъезда Н. И. и М. Г. в Кашгарию. Рано утром они были уже готовы к отъезду, лошади навьючены и оседланы, на все вьючные ящики и тюки наклеены этикетки «Дипломатическая почта». Я проводил их до линии границы, попрощался, помахал вслед рукой. Поездка в Иркештам закончилась.

Я пробыл, правда, в Иркештаме еще несколько дней, собирая растения и ожидая подходящего каравана для возвращения в Ош. Наконец начальник заставы сказал мне, что есть хороший компаньон и проводник для этого путешествия. Это был совсем молодой ошский узбек, лет 15—16, который не раз вместе со своим отцом ходил с караваном в Иркештам.

Мы выехали на двух верховых лошадях с куржумами, куда был уложен наш багаж, с привязанными к моему седлу сетками гербария. К переправе через Кызыл-Су, пожалуй, надо было попасть пораньше: воды было много и она неслась с огромной скоростью. Но что было делать? Мой провожатый смело въехал в воду, я последовал его примеру и сразу почувствовал, что моя лошадь почти плывет, лишь слегка перебирая ногами, увидел, что ее, как и лошадь моего спутника, быстро сносит вниз по течению; чтобы не намокнуть, нам пришлось подобрать ноги и взобраться на седла возможно выше... Но все обошлось благополучно: мы выехали на противоположный берег, хотя и много ниже, чем въезжали в воду, но были почти сухими, лишь слегка замочили ноги.

Позже я узнал, что, возможно, в то же самое время, уже в Кашгарии, при переправе через ту же самую (но, может быть, там более полноводную) Кызыл-Су Н. И. и М. Г. оказались менее счастливыми, чем мы, и поплыли по-настоящему вместе со своими лошадьми. Пришлось им сразу разбивать лагерь на берегу и сушить все, что у них намокло: одежду, снаряжение, всякие бумаги и документы...

Перебравшись через Кызыл-Су, мы выехали на старую Кашгарскую дорогу, которая идет через перевал Терек-Даван и, судя по оставшимся кое-где развалинам караван-сараев, была когда-то одним из торных путей из Ферганы в Синьцзян; может быть, даже это часть известного «шелкового пути»?..

На подъеме к Терек-Давану нас ждала еще одна переправа, через реку Кок-Су, приток Кызыл-Су. Здесь тоже было быстрое течение, глубокая вода, а кроме того, очень короткие, окруженные скалами участки берегов, с которых надо было въезжать в воду, а затем выезжать из нее. А ниже по течению шумел водопад, так что без точного знания места, откуда надо начинать эту переправу, дело было бы худо.

По довольно широкой, трогового типа долине мы подъехали довольно близко к Терек-Давану и остановились около развалин старого караван-сарая. Было уже поздно, темнело, около старых стен можно было укрыться на ночь от ветра, была трава для лошадей и дрова для костра, а немного выше уже начинались снежные поля.

Ночь была холодной, замерзла вода, очень помог ошский тулуп. Но утро нас обрадовало: светило яркое солнце, стало много теплее, чем вечером. Позавтракали, напились чаю, оседлали своих лошадей и поехали по тропинке, протоптанной по снежнику в сторону перевала.

Трудно вспомнить точно, как это началось, но в какой-то момент, очень скоро после выезда, я увидел над гребнем хребта, который разрезала глубокая и узкая седловина перевала, несколько маленьких белых облачков; еще несколько секунд — и облачков стало больше, затем появилась огромная серая туча, которая быстро закрыла буквально все небо, начался сильный ветер и полетел густой снег. Очень быстро тропинка на снежнике покрылась слоем снега и перестала быть заметной. Нам пришлось спешиться и идти, ведя лошадей в поводу и ощупывая ногами

направление тропинки: снег уже стал мягким и была опасность, что наши лошади в стороне от тропинки могут провалиться и повредить ноги. Подъем был пологий, но идти было трудно, высота перевала более 4000 м над уровнем моря, и это чувствовалось. Трудно сказать, сколько мы шли в этой снежной метели; может, километр, может, два, а может, и все три... Но в конце концов подошли к какому-то неясному просвету: тропинка наша кончилась, впереди была серая пустота с несущимся навстречу снегом. Было ясно, что дальше начинается спуск с перевала, по-видимому, очень крутой. Мы невольно остановились, не зная, что же делать дальше; спускаться в метель по почти невидимой тропинке на крутом склоне нам как-то не очень хотелось...

А дальше случилось почти невероятное! Прошло не более, скорее менее, 5 минут, как мы остановились, и декорация (если так можно выразиться) резко изменилась, как в театре, когда поднимают занавес. Облака над хребтом как-то очень быстро разошлись, засияло солнце и перед нами открылся северный склон Терек-Давана, действительно, очень крутой, с вьющейся по нему извилистой тропинкой, засыпанной снегом, который прямо на глазах таял под лучами солнца. Мы сразу же начали спускаться, конечно, пешком, ведя лошадей за собой: спуск был слишком крутой, чтобы ехать. После крутого склона тропинка перешла в крупногалечное русло с текущей водой, где тоже можно было двигаться только пешком. В общем к концу спуска, когда мы подъехали к Суфи-Курганской заставе, которая уютно расположилась в одной из боковых долин системы реки Гульчи, мы страшно устали. Мне нужно было зайти на заставу, сказать для передачи в Иркештам, что мы уже проехали Терек-Даван. Дальше мы выехали на главную памирскую дорогу и поехали к кишлаку Суфи-Курган, где собирались переночевать. Вспоминаю, как уже в темноте мы ехали вдоль шумящей реки Гульчи. Как я засыпал под этот шум, сидя в седле.

От Суфи-Кургана до Оша доехали как-то незаметно. В Оше мой проводник (где-то записано его имя, но никак, к сожалению, не могу найти свой дневник этой поездки) привез меня прямо к себе домой, где меня встретили очень тепло его отец, мать и другие родственники. Еще бы — их сын проделал такое, можно сказать, самостоятельное путешествие не по большой дороге, а через такой трудный перевал.

Дальше был автобус до Андижана и дела на почте: надо было переотправить в Ленинград те материалы, которые мы собирали по дороге. А дальше, я вспоминаю то, что рассказал мне М. Г. Вместе с Н. И. они побывали на окраине пустыни Такла-Макан к востоку от Кашгара... О пребывании М. Г. Попова и Н. И. Вавилова в пустыне Такла-Макан к востоку от Кашгара я узнал со слов первого...[3]

3. Кара-Кала, осень 1932 г...

4. Ленинград, осень 1939 г. Ботанический институт АН СССР, зал ученого совета. Заседание по случаю 60-летия Б. А. Федченко...

Я вспоминаю Николая Ивановича Вавилова как поистине простого и доброжелательного, невероятно энергичного человека, подобного которому я больше никогда не встречал.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 XI 1998

[3] На этом рукопись обрывается, остались лишь упоминания еще о двух встречах И. А. Линчевского с Н. И. Вавиловым и, кроме того, сохранилась на полях рукописи фраза об особенностях характера Н. И. Вавилова.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57):581.5

ЮРИЙ НИКОЛАЕВИЧ НЕШАТАЕВ

(к 70-летию со дня рождения)

G. F. PATRIEVSKAYA. YURI NIKOLAYEVICH NESHATAYEV (ON THE OCCASION OF HIS 70TH BIRTHDAY)

В 1997 г. исполнилось 70 лет со дня рождения Юрия Николаевича Нешатаева, известного геоботаника, лесоведа, педагога, кандидата биологических наук, доцента кафедры геоботаники и экологии растений Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ).

Юрий Николаевич родился 27 мая 1927 г. в г. Чердынь Пермской обл. в семье учителя географии. Во время Великой Отечественной войны Ю. Н. Нешатаев жил в эвакуации в г. Кудымкаре Коми-Пермяцкого автономного округа Пермской обл. Отец ушел на фронт. Мать умерла. Ю. Н. остался один с младшим братом. В трудных условиях жизни в военные годы, когда приходилось еду добывать охотой, Ю. Н. отлично учился в школе. С детских лет он увлекался ботаникой — собирал гербарий для местного краеведческого музея, выполнял работы по обследованию растительности в окрестностях г. Кудымкара, соорудил во дворе дома метеостанцию и в течение трех лет вел наблюдения за погодой. Эта любовь к природе определила его дальнейшую жизнь. Юноша из далекой провинции в 1945 г. сумел пройти по конкурсу в Ленинградский государственный университет (ЛГУ) и стал студентом биологического факультета ЛГУ. С первого курса он пришел на кафедру геоботаники, которой руководил известный ученый чл.-кор. АН СССР профессор А. П. Шенников. Слушая курсы крупных специалистов, Ю. Н. получил хорошую теоретическую подготовку. Студенческая жизнь Ю. Н. была связана не только с учебой, он участвовал в работе Кавказской комплексной экспедиции вместе с сотрудниками кафедры геоботаники и по заданию Кудымкарского краеведческого музея в экспедициях в Пермскую обл., где зарекомендовал себя как исследователь, способный самостоятельно работать в экспедиционных условиях.



Первые научные статьи Ю. Н. были опубликованы среди лучших студенческих работ в «Ученых записках ЛГУ» (1950—1952 гг.).

В 1950 г. он поступил в аспирантуру на кафедре геоботаники. В летние сезоны 1951 и 1952 гг. Ю. Н. работает в составе Арало-Каспийской экспедиции АН СССР в пустыне Каракумы, где собирает материал для характеристики растительности и

лесорастительных условий в районе трассы проектируемого Главного туркменского канала. Итогом этой работы была защита в ЛГУ в 1953 г. диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук на тему «Комплексность растительного покрова западных Кара-Кумов и ее значение для лесомелиорации песков». С 1953 г. он работает ассистентом, а с 1965 г. занимает должность доцента кафедры геоботаники ЛГУ.

Начиная с 1953 г. в течение 45 лет педагогическая деятельность Ю. Н. тесно связана с научной работой и кафедрой геоботаники Ленинградского—Санкт-Петербургского университета. Он известен в нашей стране своими работами по вопросам лесной типологии, классификации растительности, крупномасштабного геоботанического картографирования, биологической продуктивности и проблемам образования в университетах.

Ю. Н. руководил геоботаническими экспедициями в различных районах страны: Центральная Россия (Белгородская, Курская и Воронежская области), Южный Урал, Западная Сибирь, Дальний Восток, Камчатка. Под его руководством собран огромный материал по изучению лесов, лугов, степей, пустынь. Большой опыт исследовательской работы позволил Ю. Н. читать лекции на высоком научном уровне. Он известен не только как ученый, но и как великолепно эрудированный, талантливый педагог, который ведет занятия на кафедре геоботаники и экологии растений биолого-почвенного факультета и на кафедре биогеографии факультета географии и геоэкологии.

Им разработан и читается спецкурс «Лесоведение», который построен на основе биогеоценотических подходов к лесу в отличие от традиционных принципов лесной геоботаники и лесоводства. Кроме того, Ю. Н. ведет лекционные занятия по ряду дисциплин: «Биогеоценология с основами экологии растений, геоботаники и ботанической географии России», «Растительность аридных областей», «Математические методы в геоботанике», «Методы геоботанических исследований», «Геоботаническая картография». Особо следует отметить его лекции по курсу «Биогеоценология», которые он читал ряд лет на факультете повышения квалификации по экологии и охране природы при ЛГУ, а также для преподавателей сельскохозяйственных и педагогических вузов. Ю. Н. считает, что спецкурс по биогеоценологии необходим для всех биологов и географов как одна из базовых дисциплин в системе экологического образования. Это положение он отстаивал в своих докладах на международных конференциях и съездах.

Ю. Н. постоянно следит за появлением новых идей, новых методов, научных разработок, за направлением развития современной науки и всегда готов поделиться со студентами своими знаниями и опытом. Его лекции насыщены свежими идеями. Им написаны учебные пособия для студентов: «Методы анализа геоботанических материалов», «Экологическая характеристика видов флоры заповедника „Лес на Ворскле"» (совместно с Ю. А. Дорониной) и целый ряд программ спецкурсов.

В учебном пособии «Методы анализа геоботанических материалов» нашли отражение эколого-флористические и эколого-фитоценотические подходы к классификации растительных сообществ, количественные методы анализа видового состава и сходства сообществ, ординационные методики, в том числе новые подходы информационного анализа фитоценозов. В этом пособии излагается оригинальный метод консеквентного (последовательного) анализа геоботанических материалов, включая проблемы крупномасштабного картографирования на выборочно-статистической основе.

Более 40 лет Ю. Н. активно участвует в проведении летней полевой практики студентов в заповеднике «Лес на Ворскле» (биологов, почвоведов) и зональной практики почвоведов в степях заповедника «Аскания-Нова», лесах горного Крыма, солончаках и морских побережьях Сиваша. В системе экологического образования студентов Ю. Н. считает важным не только теоретические знания, практику, умение обрабатывать свои материалы на современных ЭВМ, но и участие студентов в работе экспедиций. Во всех экспедициях под руководством Ю. Н. всегда активно работают студенты (биологи, почвоведы, географы).

Уже в начале педагогической деятельности Ю. Н. проявил лучшие черты своего характера: доброжелательное отношение к людям, целеустремленность, энергию, удивительную работоспособность, ответственность за выполняемую работу. Заслуженным авторитетом, уважением и любовью он пользуется не только у студентов и аспирантов, но и у всех работающих с ним. Под руководством Ю. Н. было выполнено более 100 курсовых и дипломных работ.

Вопросы типологии и классификации растительности были и остаются одной из важнейших проблем геоботаники. Ю. Н. критически относится к широкому внедрению чисто флористических критериев при классификации растительности. Ученик акад. В. Н. Сукачева и чл.-кор. А. П. Шенникова, Ю. Н. продолжает и развивает идеи и научные традиции эколого-фитоценотического направления в геоботанике. В связи с задачами типологии и классификации сложных форм растительного покрова он разработал оригинальный выборочно-статистический метод крупномасштабного геоботанического картографирования. Этот метод дает возможность судить о сопряженности растений друг с другом и их корреляции с условиями среды, характере границ фитоценозов и т. д. Самое важное, что эти явления могут быть выражены математически. Работая этим методом, можно получать карты, пригодные для ценометрического анализа растительности. Материалы, полученные этим методом, могут быть обработаны на современных ЭВМ.

Ю. Н. показал эффективность выборочно-статистического метода при создании геоботанических карт и организации мониторинга растительности заповедных территорий. Им подведен итог исследований своих и руководимого им коллектива сотрудников по картографированию растительности заповедников за 45 лет. Исследованиями были охвачены пустыни (Репетекский заповедник в Туркмении — 1951 г.), дубравы и степи Средней России (заповедник «Лес на Ворскле» — 1954, 1966, 1985, 1996 гг.; Центрально-Черноземный биосферный заповедник; Казацкий участок — 1968, 1979, 1993 гг., Ямской — 1970 г., Баркаловка — 1973 г.), леса и степи Южного Урала (Башкирский и Шульганташский заповедники — 1980—1983 гг.), Кроноцкий биосферный заповедник на Камчатке (1974—1979 гг.), дубравы и болота Хинганского заповедника в Амурской обл. (1985 г.), дубравы, луга и кустарниковые сообщества Дальневосточного морского заповедника (на островах залива Петра Великого, Японское море) в Приморском крае (1989—1990 гг.). Ю. Н. использует заповедники как природные лаборатории для комплексного исследования растительности. Для всех обследованных заповедников разработана классификация растительности и созданы крупно- и среднемасштабные геоботанические карты, необходимые для изучения динамики растительности на больших площадях. Особый интерес видится в том, что в ряде заповедников детальное картографирование растительности проводилось периодически через 12—13 лет. Поражают масштабы работ. Например, площадь Кроноцкого заповедника на Камчатке — около 1 000 000 га, маршруты экспедиций составляли 900 км, а представленная карта растительности охватывает всю территорию заповедника.

Экосистемы заповедников имеют большую научную ценность, так как в них в ряде случаев сохранились на значительных площадях коренные типы растительного покрова, функционирующие как саморегулирующиеся системы, что является необходимым условием для проведения многолетних наблюдений за их динамикой на фоне изменения общей природной среды.

В 1960—1970-е гг. Ю. Н. совместно с преподавателями ряда кафедр ЛГУ и сотрудниками заповедника «Лес на Ворскле» провел многолетние исследования продуктивности лесостепной дубравы по Международной биологической программе. Итогам этих работ посвящен ряд публикаций. В частности, несколько статей сотрудников было переведено Г. Вальтером на немецкий язык и издано в монографии этого автора (Walter, 1976).

В связи с накоплением у исследователей растительности и в геоботанических учреждениях большого количества полевых материалов в виде бланков описаний пробных площадей фитоценозов возникла необходимость в их систематизации и

хранении в специальных фитоценариях или фитоценотеках. Под руководством проф. И. Х. Блюменталя на кафедре геоботаники был создан фитоценарий, насчитывающий десятки тысяч бланков описаний фитоценозов. Это в свою очередь потребовало разработки специального положения о фитоценариях (фитоценотеках) — научных коллекциях геоботанических описаний. Проект такого положения был предложен И. Х. Блюменталем и Ю. Н. Нешатаевым и принят на Всесоюзном совещании по классификации растительности в 1971 г. В настоящее время Ю. Н. руководит фитоценарием и разрабатывает современные способы обработки и анализа массовых геоботанических материалов на кафедре геоботаники и экологии растений СПбГУ.

Совершенно логичным является то, что на последнем II(X) Делегатском съезде Русского ботанического общества в мае 1998 г. Ю. Н. Нешатаев являлся одним из организаторов круглого стола «Растительность России». В задачу работы круглого стола входило содействие консолидации всех геоботаников России по созданию серии монографий с анализом типов растительности в различных регионах нашей страны. Поставлен также вопрос о создании нового печатного органа в одном из ботанических центров России, в котором могли бы публиковаться полноценные геоботанические работы с полными аналитическими таблицами (II(X) Делегатский..., 1998).

Итог полевых работ Ю. Н. — это 15 геоботанических карт объемом 25 картографических листов; им опубликовано 112 работ. Большой интерес представляют также работы обзорного характера, например «Разработка вопросов классификации растительности на кафедре геоботаники Ленинградского университета» (1981). Под редакцией Ю. Н. опубликованы две монографии: «Очерки по систематике фитоценозов» И. Х. Блюменталя (1990) и «Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка)» (1994). Юрием Николаевичем было сделано большое количество докладов на совещаниях, конференциях и симпозиумах.

Он активно участвует в общественной деятельности. Ю. Н. был секретарем Ученого совета биолого-почвенного факультета ЛГУ, секретарем философского семинара факультета, председателем ревизионной комиссии Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей, членом Научного совета по биогеоценологии АН СССР, в настоящее время он председатель Секции лесоведения и дендрологии Русского ботанического общества, председатель секции Всероссийского общества охраны природы на биолого-почвенном факультете, председатель ревизионной комиссии Русского ботанического общества, член Комиссии по заповедникам Министерства охраны окружающей среды и природных ресурсов РФ. Указом Президента РФ № 1416 от 16 ноября 1998 г. Ю. Н. Нешатаеву присвоено почетное звание «Заслуженный эколог Российской Федерации».

Ю. Н. — кандидат в мастера спорта СССР по лыжному туризму. С 1954 г. он руководит туристскими лыжными походами (Кольский п-ов, Карелия, Средний и Приполярный Урал, Западная Сибирь, Архангельская, Вологодская и Ленинградская области и др.). В составе групп были биологи, физики, химики, геологи, психологи и филологи. Они создали «Институт Нешатавизма», а директором выбрали Ю. Н. (Заморуев и др., 1988; Мокиенко, 1997). Это не только спорт. В дискуссиях о судьбах России, науки, в «очищении смехом», в общении с природой в трудных условиях лыжного похода участники находят душевное равновесие. «Институт Нешатавизма» существует уже 30 лет. Отчеты «заведующих отделами» «Института» начинаются словами: «Дорогой и любимый Юрий Николаевич!». Ю. Н. обладает удивительным даром понимать людей, убеждать их и умеет слушать собеседника. Многие туристы признательны Ю. Н. за благотворную терапию, которую «Институт Нешатавизма» излучает и в настоящее время. Свое 70-летие Ю. Н. встретил энергичным, бодрым и полным сил человеком.

Пожелаем Юрию Николаевичу доброго здоровья, энергии и творческого долголетия, чтобы успешно осуществить свои планы в педагогической и научной деятельности.

1950. Краткий очерк растительности бассейна р. Весляны // Уч. зап. ЛГУ. № 133. Сер. биол. наук. Вып. 23. С. 86—91.

1952. Растительность и геоботанические районы Северных Увалов и Камской впадины // Уч. зап. ЛГУ. № 145. Сер. биол. наук. Вып. 31. С. 47—54.

1953. Комплексность растительного покрова Западных Каракумов и ее значение для лесомелиорации песков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 21 с.

1960. К изучению микроклимата дубового леса // ДАН СССР. Т. 133. Вып. 5. С. 1239—1242. (Совместно с Т. К. Горышиной).

О комплексности растительного покрова и комплексах растительности Кара-Кумов // Уч. зап. ЛГУ. № 290. Вып. 48. С. 126—155.

Особенности микроклимата дубового леса и их значение для жизни растений // Вестник ЛГУ. № 15. Сер. биол. наук. Вып. 3. С. 5—22. (Совместно с Т. К. Горышиной).

1961. Симпозиум в Теллермановском опытном лесничестве // Вестник ЛГУ. № 3. Сер. биол. наук. Вып. 1. С. 153—154.

1962. Во Всесоюзном ботаническом обществе // Лесн. хоз-во. № 9. С. 84.

Геоботаническая карта учебно-опытного лесного хозяйства «Лес на Ворскле». М. 1 : 5000. Л.: Госгеолтехиздат. 4 картограф. листа.

Опыт изучения динамики травяного покрова в различных типах лесостепной дубравы «Лес на Ворскле» // Пробл. ботаники. М.; Л.: Наука. Вып. 6. С. 283—296. (Совместно с К. Ф. Старостиной).

1963. Новая секция — лесоведения и дендрологии — Всесоюзного ботанического общества // Бот. журн. Т. 48. № 1. С. 150—153.

Пихта сибирская на западной границе своего ареала // Бот. журн. Т. 48. № 1. С. 98—103.

1964. Значение детального геоботанического картирования для изучения типов леса дубравы «Лес на Ворскле» // Тез. докл. Дубравной конф. Харьков. С. 96—97.

Материалы к геоботаническому районированию центральной части Вологодской области // Вестн. ЛГУ. № 9. Сер. биол. наук. Вып. 2. С. 64—72.

[Реф.] С. А. Кэйн, Г. М. О. Кастро. Руководство по анализу растительности. 1959. (На англ. языке) // Бот. журн. Т. 49. № 1. С. 141—145.

1966. Поступление в почву зольных элементов и азота с опадом древесных и травянистых растений в основных типах леса дубравы «Лес на Ворскле» // Почвоведение. № 12. С. 31—39. (Совместно с О. Г. Растворовой, И. А. Терешенковой, Л. С. Счастной, В. П. Цыпленковым).

1967. Ботанические исследования в учебно-опытном лесном хозяйстве «Лес на Ворскле» // Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. № 331. Вып. 50. С. 72—86. (Совместно с И. Х. Блюменталем).

«Лес на Ворскле» (Краткий естественно-исторический очерк) // Там же. С. 11—36. (Совместно с О. В. Петровым, Л. С. Счастной, А. А. Хантулевым).

Опыт крупномасштабного геоботанического картирования учлесхоза «Лес на Ворскле» // Там же. С. 87—117.

Роль травяного покрова в круговороте зольных элементов и азота в основных типах леса лесостепной дубравы «Лес на Ворскле» // Матер. совещ. по вопросам биологической продуктивности наземных растительных сообществ: Тез. докл. М.; Л. С. 21—23. (Совместно с О. Г. Растворовой, Л. С. Счастной, И. А. Терешенковой, В. П. Цыпленковым).

1968. Вопросы лесоведения и дендрологии во Всесоюзном ботаническом обществе // Лесн. хоз-во. № 6. С. 95—96.

Опыт применения перфорированных карт с краевой перфорацией для анализа сообществ лесостепных дубрав // Бот. журн. Т. 53. № 4. С. 531—542.

Применение статистических методов при геоботаническом изучении лесостепных дубрав // Ботаника. Минск: Наука и техника. Вып. 10. С. 61—78.

Университетские туристы на Приполярном Урале // Ленинградский университет. 20 марта. № 23 (1675).

1969. Итоги работы секции лесоведения и дендрологии Всесоюзного ботанического общества за шесть лет // Бот. журн. Т. 54. № 2. С. 316—318. (Совместно с А. А. Корчагиным).

Корреляционный анализ видового состава фитоценозов лесостепной дубравы «Лес на Ворскле» // Применение математических методов в биологии. Сб. 4-й. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 99—105.

О проведении комплексной учебной практики II курса на почвенном отделении биолого-почвенного факультета Ленинградского университета // Организация и методика проведения учебной практики на биологических и биолого-почвенных факультетах университетов: Тез. докл. М.: Изд-во МГУ. С. 23—25. (Совместно с А. А. Хантулевым, Л. С. Счастной, И. А. Терешенковой).

[Реф.] Пьер Кезель. Растительность Сахары от озера Чад до Мавритании. 1965. (На франц. языке) // Бот. журн. Т. 54. № 3. С. 501—505.

Секция лесоведения и дендрологии Всесоюзного ботанического общества // Лесоведение. № 1. С. 100—101. (Совместно с А. А. Корчагиным).

1970. Выборочно-статистический метод в детальном крупномасштабном картографировании дубрав // Крупномасштабное картографирование растительности. Новосибирск: СО «Наука». С. 56—65.

Развитие биомассы травяного яруса в зависимости от сезонной динамики влажности почвы в лесостепной дубраве // Тез. докл. Всесоюз. симп. по вопросам водного обмена растений как элемента круговорота вещества и энергии в основных типах растительности СССР. Иркутск. С. 89—91. (Совместно с О. Г. Растворовой).

1971. Выборочно-статистический метод выделения растительных ассоциаций // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука. С. 181—205.

Значение детального крупномасштабного картирования для систематики фитоценозов // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Л.: Наука. С. 64.

Изучение сопряженности видового состава растительных сообществ как метод выявления экологических и географических связей // Тр. О-ва естествоиспытателей. Т. 78—80. Вып. 1. Л. С. 72—75.

Методика обработки геоботанических описаний в учебной практике кафедры геоботаники Ленинградского университета // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука. С. 23—37.

О применении коэффициентов межвидовой сопряженности и методах обработки геоботанических материалов // Бот. журн. Т. 56. № 12. С. 1785—1790.

О фитоценариях (фитоценотеках) при научных геоботанических учреждениях. (Проект положения и общие замечания) // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Л.: Наука. С. 14—18. (Совместно с И. Х. Блюменталем).

1973. Анализ структуры почвенного и растительного покрова Казацкой степи Центрально-Черноземного заповедника им. В. В. Алехина // Структура почвенного покрова и методы ее изучения: Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева. С. 55—56. (Совместно с Е. К. Дайнеко).

[Реф.] П. Якуч. Динамическая связь лесов и лесных полян. Количественные и качественные исследования синэкологических, фитоценотических и структурных отношений в лесных опушках. Будапешт, 1972. (На нем. яз.) // Бот. журн. Т. 58. № 9. С. 1390—1394.

[Реф.] Ф.-К. Гартман, Ф. Шнелле. Особенности климата природных лесных поясов и их лесных сообществ в немецком «Среднегорье». 1970. (На нем. яз.) // Бот. журн. Т. 58. № 8. С. 1225—1227. (Совместно с А. И. Караушевой).

Типология среднерусских лесостепных дубрав // Тез. докл. 2-го Всесоюз. совещ. по лесной типологии. Красноярск. С. 62—63.

1974. Биологическая продуктивность и ее сезонная динамика в разных ярусах дубового леса // Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве: Учен. зап. ЛГУ. № 367. Вып. 53. С. 119—152. (Совместно с Л. А. Добрецовой, С. И. Самиляком).

Лесостепная дубрава «Лес на Ворскле». Характеристика растительности, почв и основных типов леса // Там же. С. 7—40. (Совместно с В. Г. Плавниковым, С. И. Самиляком, Л. С. Счастной, И. А. Терешенковой).

О некоторых основных чертах биологической продуктивности и ее факторах в дубраве южной лесостепи // Там же. С. 209—212. (Совместно с Т. К. Горышиной).

Основные черты микроклимата дубового леса // Там же. С. 41—56. (Совместно с Т. К. Горышиной).

Основные элементы структур растительного покрова в связи с классификацией и районированием растительности лесостепи // Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Львов. С. 43—44.

Типы леса дубравы «Мелкий лес» (Белгородская область) // Вестн. ЛГУ. № 21. Сер. биол. Вып. 4. С. 46—56. (Совместно с Е. С. Шапошниковым).

Фитоценологический, флорогенетический, биологический, экологический анализ видового состава сосудистых растений среднерусских лесостепных дубрав // Бот. журн. Т. 59. № 3. С. 332—341. (Совместно с В. Г. Плавниковым).

1975. Выборочно-статистический метод крупномасштабного геоботанического картографирования // Тез. докл. XII Междунар. бот. конгр. Л.: Наука. С. 194.

О роли травяного покрова в продуктивности и биологическом круговороте лесостепной дубравы // Лесоведение. № 3. С. 29—38. (Совместно с Т. К. Горышиной, И. А. Терешенковой).

Особенности жизнедеятельности растений в лесостепной дубраве в условиях засушливого 1972 года // Засуха 1972 года и ее влияние на сезонную жизнь и биологическую продуктивность растений Восточно-Европейской равнины. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 87—94. (Совместно с Т. К. Горышиной, А. И. Караушевой, О. Г. Растворовой, С. И. Самиляком).

Продуктивность лесов европейской части СССР // Ресурсы биосферы: Итоги советских исследований по Международной биологической программе. Л.: Наука. Вып. 1. С. 34—42. (Совместно с Г. Б. Гортинским, А. А. Молчановым, М. А. Абражко и др.).

1976. Выборочно-статистический метод крупномасштабного геоботанического картографирования // Геоботаническое картографирование. 1976. Л.: Наука. С. 62—64.

Межвидовые сопряженности и их значение для выделения лесных ассоциаций // Вестн. ЛГУ. № 15. Сер. биол. С. 48—57. (Совместно с Е. С. Шапошниковым).

Простейшие алгоритмы для вычисления коэффициента межвидовой сопряженности Бравэ для целей классификации растительности // Бот. журн. Т. 61. № 5. С. 653—662.

Сезонная динамика фитомассы травяного покрова лесостепной дубравы в связи с динамикой фотосинтеза и экологических факторов // Биоценотические отношения

организмов: Тр. Петергоф. биол. ин-та. № 24. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 7—28. (Совместно с Т. К. Горышиной, О. Г. Растворовой).

Сниженные альпы и тимьянники заповедного урочища Баркаловка (Курская область) // Бот. журн. Т. 61. № 4. С. 480—487. (Совместно с В. Д. Собакинских).

1977. Вопросы охраны природы на биолого-почвенном факультете ЛГУ // «Ленинградский университет». 7 янв. № 2 (2577).

Классификация среднерусских лесостепных дубрав на эколого-фитоценотических и эколого-флористических принципах с применением анализа межвидовых сопряженностей и крупномасштабного картирования // Тез. докл. V Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Новосибирск. С. 64—66.

О состоянии фитоценариев (фитоценотек) в ботанических учреждениях Советского Союза // Бот. журн. Т. 62. № 1. С. 143—145. (Совместно с И. Х. Блюменталем).

1978. Биологическая продуктивность лесостепной дубравы и почвенная влага // Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука. С. 219. (Совместно с О. Г. Растворовой, С. И. Самиляком).

Программа курса лекций «Геоботаника с основами экологии растений» // Программы спецкурсов кафедры геоботаники ЛГУ. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 106—116. (Совместно с В. А. Чижиковой).

Программа курса лекций «Лесоведение с основами лесного хозяйства» // Там же. С. 24—33.

Программа курса лекций «Математические методы в геоботанике» // Там же. С. 57—63.

Программа курса лекций «Растительность СССР» // Там же. С. 117—121.

Программа практических и семинарских занятий по большому практикуму // Там же. С. 64—74. (Совместно с О. И. Суминой, В. А. Чижиковой).

[Рец.] Х. Диршке. Сообщества лесных опушек по градиентам растительности и местообитаний. 1974. (На нем. яз.) // Бот. журн. Т. 63. № 5. С. 769—773. (Совместно с К. Р. Витко).

Сезонный и годичный приросты древесины в связи с ведущими факторами среды // Тез. докл. на III Всесоюзн. конф. по дендроклиматологии. Архангельск. С. 98—99. (Совместно с О. Г. Растворовой, С. И. Самиляком).

1980. Педагогическая деятельность и значение работ А. А. Корчагина в области естественных наук // Современные проблемы биогеографии. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 4—10. (Совместно с М. Д. Скарлыгиной-Уфимцевой).

Сопряженность структуры почвенного и растительного покрова полян Казацкого леса (Центрально-Черноземный заповедник, Курская область) // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. «Структура почвенного покрова и ее значение для картирования почвенных ресурсов». Кишинев. С. 155—156. (Совместно с Е. К. Дайнеко).

1981. Консеквентный анализ растительности с целью ее классификации и ординации // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. «Флористические критерии классификации растительности». Уфа. С. 24—25.

Некоторые методы выделения фитоценозов в луговых степях // Бот. журн. Т. 66. № 12. С. 1774—1781. (Совместно с Л. А. Новиковой).

Разработка вопросов классификации растительности на кафедре геоботаники Ленинградского университета // Вестн. ЛГУ. № 21. С. 69—75.

1982. Вопросы классификации луговой и степной растительности Центрально-Черноземного заповедника (на примере Казацкой степи) // Научное наследие В. В. Алехина и развитие его идей в заповедном деле. Курск. С. 30—33.

Классификация и ординация растительности полян Казацкого леса ЦЧЗ с помощью количественных методов анализа // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. «Количественные методы изучения растительного покрова». Новосибирск. С. 46—47.

Основные тенденции изменения растительности Казацкого участка Центрально-Черноземного заповедника (по итогам геоботанического картирования 1968 и 1979 гг.) // Научное наследие В. В. Алехина и развитие его идей в заповедном деле. Курск. С. 49—52. (Совместно с Л. А. Новиковой, В. Н. Ухачевой).

Программа курса лекций «Биогеоценология с основами экологии растений, геоботаники и ботанической географии СССР» // Учебные программы для студентов II курса почвенного отделения ЛГУ. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 138—152. (Совместно с Ю. А. Дорониной).

1983. Влияние состава опада на динамику лесной подстилки и продуктивность лесостепной дубравы // Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Лесная подстилка и ее роль в лесном биогеоценозе». Красноярск. М.: Наука. С. 102—103. (Совместно с И. А. Терешенковой).

Детальное крупномасштабное геоботаническое картирование как обязательный элемент экологического мониторинга (на примере биосферного Центрально-Черноземного заповедника) // «Региональный экологический мониторинг». Пущино: НЦБН СССР. С. 58—63.

Идеи В. В. Докучаева и современная биогеоценология // Тез. докл. науч. конф. «Докучаевское почвоведение 100 лет на службе сельского хозяйства». Л.: Изд-во ЛГУ. С. 69—70.

Проблема классификации растительности в связи с интенсификацией исследований по геоботаническому изучению нашей страны и крупномасштабным геоботаническим картированием // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Донецк. С. 158.

Программа курса «Большой практикум» (разделы: «Методы геоботанического описания» и «Геоботаническое картографирование») // Программы спецкурсов кафедры геоботаники биолого-почвенного факультета. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 64—66.

Программа курса лекций «Лесоведение с основами лесного хозяйства» // Там же. С. 19—23.

Программа курса лекций «Математические методы в геоботанике» // Там же. С. 16—19.

1984. Геоботаническое районирование Кроноцкого государственного заповедника // Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Современные проблемы географии экосистем». М. С. 205—207.

1985. Закономерности размещения сообществ *Pinus pumila* (*Pinaceae*) в Кроноцком государственном заповеднике // Бот. журн. Т. 70. № 3. С. 382—389. (Совместно с В. Ю. Нешатаевой).

Многолетняя динамика луговых степей // Вопросы биологии и охраны растений: Межвуз. сб. науч. тр. Саранск. С. 120—127. (Совместно с В. Н. Ухачевой, Л. А. Новиковой).

1986. Ботанико-географические особенности степей массива Крака (Южный Урал) // Изв. ВГО. Т. 118. Вып. 5. С. 428—433. (Совместно с В. Н. Ухачевой).

Геоботаническая характеристика типов леса заповедника «Лес на Ворскле» // Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав: Межвуз. сб. Л., С. 32—48.

Создание банка данных о растительности на структурной (эколого-фитоценотической) основе // Принципы и методы экоинформатики: Матер. Всесоюз. совещ. по экоинформатике и экологическим базам данных. М. С. 53—55. (Совместно с И. Х. Блюменталем).

1987. Методы анализа геоботанических материалов. Учебное пособие. Л.: Изд-во ЛГУ. 192 с.

Новые виды растений для Башкирского заповедника // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 29—35. (Совместно с В. Н. Ухачевой).

Программа курса лекций «Основы лесной биогеоценологии» // Программы спецкурсов факультета повышения квалификации преподавателей по специальности «Биология». Л.: Изд-во ЛГУ. С. 36—38.

1988. Степи горного массива Крака (Южный Урал). I. Структурно-ценотические особенности // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 44—51. (Совместно с В. Н. Ухачевой).

Степи горного массива Крака (Южный Урал). II. Классификация // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 3. № 17. С. 37—44. (Совместно с В. Н. Ухачевой).

1989. Памяти С. А. Дыренкова // Бот. журн. Т. 74. № 8. С. 1202—1210. (Совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской, В. И. Парфеновым, В. Н. Федорчуком и др.).

1992. Итоги флористического обследования заповедника «Лес на Ворскле» в 1984—1990 гг. // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 3. № 17. С. 102—104. (Совместно с Ю. А. Дорониной, В. Н. Ухачевой).

Сосудистые растения заповедника «Лес на Ворскле». Аннотированный список видов // Флора и фауна заповедников СССР. М. 48 с. (Совместно с Ю. А. Дорониной, В. Н. Ухачевой).

Экологическая характеристика видов флоры заповедника «Лес на Ворскле». СПб.: Изд-во СПбГУ. 32 с. (Совместно с Ю. А. Дорониной).

1993. Итоги геоботанического картирования заповедника «Лес на Ворскле» // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 4. С. 60—71.

Памяти И. Х. Блюменталя // Там же. С. 107—109.

Флористический список степной балки «Астрасьев яр» (Борисовский район, Белгородская область) // Там же. С. 50—55. (Совместно с Ю. А. Дорониной, В. Н. Ухачевой).

1994. Картографирование и районирование растительности Кроноцкого заповедника // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка): Тр. БИН. СПб. Вып. 16. С. 201—213.

Принципы и методы классификации растительности Кроноцкого заповедника // Там же. С. 7—12. (Совместно с В. Ю. Нешатаевым, В. Ю. Нешатаевой).

Растительность Кроноцкого государственного заповедника. (Предисловие) // Там же. С. 3—6.

Растительность тундрового пояса Кроноцкого заповедника // Там же. С. 119—149. (Совместно с В. Н. Храмцовым).

1995. Изменение растительности Казацкой степи за последние десятилетия // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов: Материалы Российско-Украинской научной конференции, посвященной 60-летию Центрально-Черноземного заповедника, пос. Заповедный, Курская обл. М.: КМК Scientific Press. С. 17—20. (Совместно с В. Н. Ухачевой).

Мониторинг биоразнообразия методом выборочно-статистического картографирования (на примере заповедников среднерусской лесостепи) // Факторы таксономического и биохорологического разнообразия. Тез. докл. СПб.: БИН, ЗИН РАН. С. 54.

1996. Биогеоценология как необходимая дисциплина в системе экологического образования биологов и географов в университете // Экологическое образование в целях устойчивого развития (Экологическое образование — XXI век). Тез. докл. Междунар. конф. Тольятти. С. 246—248.

Некоторые итоги изучения динамики растительности Казацкого участка Центрально-Черноземного биосферного заповедника методом выборочно-статистического картографирования // Заповедное дело. М. Вып. 1. С. 35—40.

1997. Новый лесостепной участок заповедника «Лес на Ворскле» и проблемы его охраны // Матер. науч.-практ. конф. «Принципы формирования сети особо охраняемых природных территорий Белгородской области». Белгород-Борисовка. С. 55—57. (Совместно с В. Н. Ухачевой).

Фитоценология и биогеоценология — необходимые элементы экологического образования // Тез. докл. II Междунар. конгр. «Окружающая среда для нас и будущих поколений: экология, бизнес и права человека в новых условиях». Самара. С. 180—181.

1998. Современное состояние и многолетняя динамика высокоствольной дубравы заповедника «Лес на Ворскле» (Белгородская область) // Тез. докл. II(X) Съезда Русского ботанического общества «Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков». СПб. С. 284—285. (Совместно с В. Н. Ухачевой).

Long-term dynamics of forest and meadow-steppe vegetation of middle-Russian forest-steppe // Vegetation science in retrospect and perspective: Abstracts. Studies in Plant Ecology. Vol. 20. Uppsala. P. 14.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Блюменталь И. Х. Очерки по систематике фитоценозов. Л., 1990. 224 с.

II(X) Делегатский съезд Русского ботанического общества // Бот. вестн. Информац. бюл. Рус. бот. о-ва и Бот. ин-та им. В. Л. Комарова РАН. № 2(14). СПб., 1998. С. 1—2.

Заморуев В., Мокиенко В., Поберовский А., Семенов В. Школа Нешатаева // «Ленинградский университет». 1987. 22 мая. С. 8.

Мокиенко В. М. Три жизни нашего Шефа // Еженедельник «Санкт-Петербургский университет». 1997. № 12(3446). С. 22—23.

Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб., 1994. 232 с. (Тр. БИН РАН; Вып. 16).

Walter H. Die ökologischen Systeme der Kontinente (Biogeosphäre). Prinzipien ihrer Gliederung mit Beispielen. Stuttgart; New York, 1976. S. 132.

© *Г. Ф. Патриевская*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 V 1998

УДК 92(47 + 57) : 581.4

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 4

РОЗА ЕФИМОВНА ЛЕВИНА (1908—1987)

(к 90-летию со дня рождения)

N. P. STARSHOVA. ROSA EFIMOVNA LEVINA (1908—1987) (ON THE OCCASION OF HER 90TH BIRTHDAY)

Роза Ефимовна Левина, доктор биологических наук, профессор, широко известна нескольким поколениям отечественных ботаников фундаментальными работами в области репродуктивной биологии семенных растений и по отдельным вопросам теоретической морфологии. Она относится к той редкой категории ученых, которые, обладая выдающимся аналитическим умом, способны видеть перспективу исследований и дать целостную программу, способствуя прогрессивному развитию определенного научного направления.

Роза Ефимовна Левина родилась 26 августа 1908 г. в г. Нежине Черниговской губернии в семье служащего. В 1927 г., окончив среднюю школу, она поступила в

Воронежский государственный университет (ВГУ), естественное отделение которого закончила в 1931 г. После этого Р. Е. около двух лет работала преподавателем рабфака и педтехникума в г. Новозыбкове (Брянская обл.), а затем по приглашению своего учителя чл.-кор. АН СССР Б. М. Козо-Полянского возвращается в Воронежский университет на кафедру ботаники. Здесь она под его руководством обучается в аспирантуре (1932—1935 гг.) по специальности «систематика и география растений», совмещая учебу с работой ассистента. Козо-Полянский оказал большое влияние на формирование и развитие научных интересов Р. Е. и становление ее как ученого и педагога. Он руководил ее первыми научными исследованиями, которые были посвящены изучению диссеминации сегетальных сорняков. После окончания аспирантуры Р. Е. работает ученым секретарем и заместителем директора НИИ биологии при ВГУ (1935—1937 гг.), а позднее — заместителем директора ботанического сада ВГУ (1937—1939 гг.). В 1939 г. Розе Ефимовне была присуждена ученая степень кандидата биологических наук, и с этого времени она начала работу в должности доцента кафедры высших растений ВГУ.

Успешно начатая педагогическая и научная деятельность была прервана Великой Отечественной войной. Осенью 1941 г. она эвакуируется в г. Куйбышев и работает здесь на авиационном заводе в качестве контрольного мастера, поражая окружающих (даже в то военное время!) своей ответственностью и принципиальностью. Работа без брака — это девиз всей жизни Р. Е.

В январе 1943 г. Р. Е. возвращается к научной и педагогической деятельности как доцент кафедры ботаники Ульяновского государственного педагогического института (УГПИ) (ныне педуниверситета). С этим вузом связана вся ее дальнейшая педагогическая и научная деятельность. Ветераны до сих пор помнят, как в промерзлой аудитории, где студенты сидели в теплой одежде и варежках, а в чернильницах стыли чернила, Р. Е. в легком костюме и туфельках читала лекции.

Уже летом 1943 и 1944 гг. вместе с С. В. Голицыным Р. Е. изучает флору окрестностей г. Ульяновска, но основным направлением ее научной деятельности остается изучение диссеминации в эволюционном и экологическом аспектах. Она проводит полевые исследования в Ульяновской, Курской, Волгоградской областях, обобщает научную литературу. Как итог, кроме многочисленных статей, — монография «Способы распространения плодов и семян» (1957), защищенная в 1959 г. в качестве докторской диссертации. Эта работа до сих пор не потеряла своей научной ценности. В ней раскрывается содержание проблемы и ее аспекты, предлагается оригинальная классификация автохоров, баллистов, анемохоров и антропохоров. Впоследствии классификация заняла прочное место в научной литературе, а Р. Е. стала признанным специалистом по карпологии. В этот период внимание Р. Е. привлекают вопросы морфологической карпологии: классификация и номенклатура плодов. В 1959 г. ею публикуется руководство «Типы плодов и их классификация», которое вызвало оживленную и острую дискуссию среди ботаников. Дискуссия оказалась плодотворной для развития отечественной карпологии. В 1961 г. Р. Е. предлагает графический вариант морфогенетической классификации плодов, который вошел в ряд вузовских учебников, что способствовало формированию системы взглядов на эту научную проблему. Ценным вкладом Р. Е. в морфологию растений явилась монография «Плоды. Морфология, экология, практическое значение» (1967). До сих пор она является незаменимым справочным пособием. Поиски новых вариантов классификации Р. Е. вела до конца жизни, что нашло отражение в ее последней работе «Морфология и экология плодов» (1987). Анализируя новейшие представления о происхождении, онтогенетических превращениях гинеция и его типах, она дает здесь иерархическую классификацию плодов — стройную, логичную, сущностную и удобную для пользования.

Еще в 1960-х годах Р. Е. организовала при кафедре ботаники УГПИ лабораторию биологии семенного размножения, где аспиранты под ее руководством вели исследования по экологии цветения и опыления, семенной продуктивности, ритмам плодоношения, гетерокарпии. Особый интерес Р. Е. в этот период привлекает послед-

няя проблема. Ею разрабатываются программно-методические аспекты гетерокарпии, и это направление становится одним из ведущих в работе лаборатории. Явление гетерокарпии изучается в экологическом, морфогенетическом, физиологическом и эволюционном аспектах. Следует отметить многочисленные работы по гетерокарпии талантливого ученика Р. Е. — В. Ф. Войтенко, безвременно ушедшего из жизни.

Широта научного кругозора позволила Р. Е. успешно развивать исследования по целому ряду проблем биологии семенного размножения растений. Так, еще в 1950—1960-е гг. большое место в кругу ее интересов занимают вопросы семенной продуктивности и ритмов плодоношения травяных многолетников. Прежде всего ей принадлежит заслуга в разработке методики этих трудоемких исследований, в упорядочении терминологии, относящейся к показателям семенной продуктивности и выделению фаз созревания и рассеивания зачатков.

Экспериментальные исследования в течение 20-летнего периода привели Р. Е. к убеждению, что биология и экология семенного размножения вида должна изучаться как единый процесс, который слагается из строго последовательных и взаимообусловленных этапов. Эта идея была высказана ею на I Межвузовской Поволжской конференции по биологии семенного размножения (1963 г.). В своем докладе «Биология семенного размножения как научная проблема» Р. Е. четко обозначила контуры целостной программы исследований. Здесь же она впервые высказывает мысль о «монографическом» изучении биологии семенного размножения дикорастущих видов из числа эдификаторов и хозяйственно важных растений, а также видов культурной флоры. Р. Е. подчеркивает злободневные и сейчас проблемы подготовки молодых квалифицированных ботаников из числа аспирантов, способных выполнять фундаментальные комплексные исследования такого рода. Координации работ в этой области ботаники способствовали организованные Р. Е. в Ульяновске две научные конференции (1963 и 1966 гг.) и 4 выпуска редактируемого ею сборника «Вопросы биологии семенного размножения» (1965, 1968, 1974, 1981 гг.).

В последнее десятилетие жизни Р. Е. важнейшим направлением ее научной деятельности становится теоретическая и программно-методическая разработка проблем репродуктивной биологии семенных растений. Об этом свидетельствуют ее экспериментальные работы по семенной продуктивности ряда кормовых злаков и медоносов. Итогом многолетних раздумий о путях развития и дифференциации проблемы биологии семенного размножения явилась монография Р. Е. «Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы» (1981). Автора по праву можно назвать одним из лидеров данной отрасли в отечественной ботанике. Р. Е. впервые ввела в широкий научный обиход само понятие «репродуктивная биология», четко обосновав его необходимость и неравнозначность привычному «биология семенного размножения». В ее понимании репродуктивная биология вида охватывает биологию и экологию размножения, включая возобновление популяции. В таком объеме и смысле Р. Е. проблему представила впервые. Это — новый этап как признание необходимости синтеза знаний о репродуктивном цикле, имеющих выход в решение широких проблем экологии, фитоценологии, биогеографии, ресурсоведения и охраны растений. О целесообразности такого подхода в каждом конкретном случае можно спорить. Но, как видно из 17-летнего периода после выхода книги Р. Е., сама идея благотворно повлияла на программно-методическую постановку исследований в области репродуктивной биологии. Книга стала настольной, о чем можно судить по частоте ее цитирования в работах разных исследователей.

Р. Е. всегда интересовали общие теоретические вопросы ботаники. Этому способствовало влияние учителя Козо-Полянского, а также широта ее кругозора, аналитический ум и критическое отношение к устоявшимся, подчас как будто аксиоматическим, понятиям, трактовкам, концепциям. Таковы ее оригинальные работы об эволюции форм размножения и циклов развития растений, об эволюционных предпосылках апомиксиса, о проблеме соотношения морфогенеза и филогенеза

и их относительной независимости в процессе эволюции. Поэтому Р. Е. не случайно стала инициатором и главным организатором I Всесоюзной школы по теоретической морфологии растений, которая состоялась в Ульяновске летом 1977 г. и теперь проводится регулярно на базе различных научных учреждений.

В последние годы своей жизни Р. Е. была одним из авторов «Биологического энциклопедического словаря» и «Лесной энциклопедии», вышедших в 1986 г. При этом ярко проявилась ее способность давать лаконичные, информативные и четкие формулировки, что получило высокую оценку редакции «Советская энциклопедия».

Ценность научного наследия Р. Е. определяется не его объемом (около сотни работ, включая 6—7 книг).[1] Ее научные труды глубоки по содержанию, неординарны по постановке проблем, а форма достойна подражания. Их программный характер определил перспективы исследований в области репродуктивной биологии семенных растений на много лет вперед.

Р. Е. Левина вела активную и плодотворную научно-организационную деятельность. Трудно переоценить значение организованных ею конференций и совещаний всесоюзного масштаба на базе УГПИ в деле координации исследований по проблемам семенного размножения. Кроме того, она была членом Совета ВБО, членом научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». Р. Е. активно участвовала в съездах, совещаниях и симпозиумах самых различных рангов. Она использовала их не только как возможность для выступлений, но и для научного общения, обсуждения дискуссионных вопросов, а также для разработки перспектив исследований по ряду научных проблем. Ее реакция на выступления была мгновенной, а критика яркой, но доброжелательной. Активность и энергия Р. Е. действовали как катализатор, а потому обсуждения шли живо и в творческой атмосфере.

Все, кто имел счастье общаться с Р. Е. в качестве студента, аспиранта или преподавателя, знают, что она была оригинальным лектором. Любимым курсом Р. Е. была систематика растений. Она умела оторвать студентов от мелких деталей и поднять до понимания общих вопросов эволюции растений. Ее лекции будили мысль и выходили далеко за пределы программы. Методическими пособиями Р. Е. до сих пор пользуются в педагогических вузах. Это — «Многообразие и эволюция форм размножения растений» (1961), «Как работать над материалом по систематике растений» (1962), «Морфология и типы плодов» (1974). Особо следует назвать «Очерки по систематике растений» (1971), где концентрированно освещены важнейшие теоретические вопросы, дискуссионные проблемы и отчетливо выражено отношение автора ко многим идеям и теориям. По инициативе Р. Е. для чтения спецкурсов в УГПИ приглашались ведущие ботаники страны: Ф. Х. Бахтеев, С. С. Хохлов, С. В. Мейен и др. Это имело огромное значение для студентов, аспирантов и молодых преподавателей, особенно в переломный для отечественных биологов период (1960-е годы).

Много сил и времени Р. Е. отдавала общественной работе на факультете, в институте, в городе. Большое значение она придавала повышению квалификации учителей: читала лекции, участвовала в научно-практических конференциях, выезжала на семинары в школы области.

Р. Е. заботилась о подготовке нового поколения кадров на кафедре и преемственности традиций. Много лет она руководила работой аспирантов, подбирала их тщательно, а воспитывала заботливо и бережно. С начинающими исследователями она говорила, как с равными, учила их отстаивать в споре свою точку зрения. Спорить с ней было увлекательно, так как Р. Е. делала это азартно и вместе с тем корректно. В процессе спора генерировала новые идеи, щедро и шутливо раздаривала их со словами: «Я дарю Вам эту идею». Р. Е. радовалась малейшим успехам своих учеников и всегда была готова к общению с ними.

---

[1] Список опубликованных работ Р. Е. Левиной см.: Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1682—1686. Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 149—154.

Книги, музыка, живопись были постоянными спутниками Р. Е. Ее всегда можно было встретить на выставках, в театре и на концертах. С весны до осени она купалась, а зимой ходила на лыжах. Она любила жизнь во всех ее проявлениях.

Р. Е. до последних дней сохранила высокое чувство гражданского и человеческого долга, а ее мужество переносить тяжелую болезнь поражало. Уже будучи тяжело больна, она заканчивала последнюю книгу, а в больнице иногда просила: «Запишите, пожалуйста, кое-что, а то мысли не дают мне покоя». И диктовала свои соображения о том, что классификация всех зачатков должна быть экологической. Даже тогда она думала о будущем. В последние дни Р. Е. пишет из больницы письмо своим ученикам, заканчивая его строчками: «Рано или поздно люди уходят из жизни; это закон природы. Но человек продолжает еще жить в памяти тех, с кем он жил. И мне хочется, чтобы вспоминали меня легко, с шуткой и улыбкой. Конечно же, я желаю вам всем самой радостной жизни, каждому своей...».

© *Н. П. Старшова*

Ульяновский государственный педагогический университет

Получено 4 XI 1998

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47 + 57) : 582

ПАМЯТИ ВАЛЕНТИНЫ НИКОЛАЕВНЫ ГЛАДКОВОЙ (25 I 1936—2 IV 1998)

T. V. EGOROVA, V. M. VINOGRADOVA. IN MEMORIAM: VALENTINA NIKOLAEVNA GLADKOVA (25 I 1936—2 IV 1998)

2 апреля 1998 г. в г. Санкт-Петербурге на 63-м году жизни скоропостижно скончалась известный ботаник-систематик, кандидат биологических наук Валентина Николаевна Гладкова, отдавшая 37 лет своей жизни научной работе в Отделе высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН).

Валентина Николаевна Гладкова родилась 25 января 1936 г. в г. Ленинграде в семье служащих. Часть детства В. Н. совпала с Великой Отечественной войной 1941—1945 гг. и блокадой Ленинграда, из которого В. Н. была эвакуирована в 1942 г. в г. Галич Костромской обл. В 1954 г. В. Н. окончила среднюю школу и поступила на Биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета (ЛГУ). По окончании кафедры ботаники ЛГУ В. Н. была зачислена лаборантом в лабораторию Гербарий БИН АН СССР. В 1971 г. она получила должность младшего научного сотрудника, а в 1982 г. — старшего научного сотрудника, кем и проработала до октября 1996 г.



Научные интересы В. Н. были разносторонними. Но главный предмет ее исследований — это систематика семейства розоцветных (*Rosaceae*). Изучением этой таксономически очень трудной группы растений В. Н. продолжила дело своего учителя, выдающегося систематика, лауреата Государственной премии СССР А. И. Поярковой (1897—1980). Под ее руководством В. Н. (без прохождения аспирантуры) подготовила и в 1971 г. успешно защитила кандидатскую диссертацию на тему «Кариологическое исследование родов подсемейства *Maloideae* и вопросы их систематики и филогении». В. Н. принадлежит большое число статей по таксономии и цитологии древесных и кустарниковых родов семейства розоцветных. Наиболее важные из них: «Цитологическое изучение спонтанного гибридогенного рода *Sorbocotoneaster* Pojark.» (1967), «Кариологическое изучение *Crataegus* и *Cotoneaster* в связи с их систематикой» (1968), «О происхождении подсемейства *Maloideae*» (1972), «Систематический обзор дикорастущих и широко культивируемых видов рода *Spiraea* L. флоры европейской части СССР» (1985), «Обзор видов рода *Cotoneaster* флоры Кавказа» (1994) и др.

В. Н. участвовала в обработке семейства розоцветных для 9 (1)-го тома «Арктической флоры СССР» (1984). Ею совместно с Б. А. Юрцевым были составлены характеристика семейства и ключ для определения родов. Кроме того, В. Н. обработала здесь 8 родов: *Spiraea, Cotoneaster, Rubus* и др.

В 1985 г. В. Н. по предложению А. Л. Тахтаджяна взялась за выполнение чрезвычайно сложной темы «Груши (*Pyrus* L.) флоры СССР». Таксономия этого крупного рода семейства розоцветных, насчитывающего свыше 40 видов, трудна и запутана в связи с процессами гибридизации и многовековой культуры видов. Изучение груш В. Н. начала с Кавказа — одного из очагов видового разнообразия рода. Она совершила в 1985 г. поездки во многие районы Армении (Арагац, Гехард, Гарни, Веди, Урцкий хребет, Ехегнадзор, Джермук, Севан, Мегри, Личк и др.), а в следующем году посетила Майкопскую опытную станцию ВИР с богатой коллекцией груш, Грузию (Тбилиси и его окрестности) и Азербайджан (Баку; Ленкоранский р-н, заповедник «Гирканский лес»; Астаринский р-н, горный лес в окрестностях сел. Телман). Наблюдения в природе (об этом говорят ее детальные записи в полевых дневниках), большие личные сборы, просмотр гербарного материала из гербарных хранилищ С.-Петербурга и кавказских республик, цитологические исследования дали возможность В. Н. описать несколько новых видов груш и их гибридов и опубликовать ряд статей, отражающих результаты критического изучения груш Кавказа, в том числе обобщающую статью «Обзор видов рода *Pyrus* флоры Кавказа» (1990). По роду *Pyrus*, а также родам *Crataegus, Cotoneaster, Spiraea* В. Н. подготовила рукопись для «Конспекта флоры Кавказа». Незадолго до своей кончины она сделала обработку рода *Pyrus* для 10-го тома «Флоры Восточной Европы», находящегося в настоящее время в печати. Для этого же тома В. Н. обработала род *Cotoneaster* (совместно с T. Krügel из Германии) и род *Spiraea*. В связи с распадом СССР и отсутствием финансирования поездок В. Н. не смогла заняться изучением груш Средней Азии, и планируемая монография по роду *Pyrus* в его полном объеме осталась незавершенной.

В. Н. принадлежит ряд статей по розоцветным в «Красной книге РСФСР» (1987).

Помимо розоцветных В. Н. много занималась систематикой семейства губоцветных (*Lamiaceae*). Ей принадлежит бóльшая часть обработки этого семейства в 3-м томе «Флоры Европейской части СССР» (1978). В. Н. составила характеристику семейства губоцветных, ключ для определения родов и критически обработала 26 родов (около 100 видов), в том числе роды *Lamium, Nepeta, Phlomis, Scutellaria* и *Teucrium*, описала новый вид рода *Ajuga* из Крыма. В. Н. работала также по губоцветным флоры Кубы. Вместе с В. М. Виноградовой в 1986 г. она посетила Гербарии университетов Берлина, Галле и Иены, где изучала кубинские сборы по некоторым родам *Lamiaceae*. По видам рода *Salvia*, произрастающим на Кубе, В. Н. опубликовала статью (1996).

Из других таксономических работ В. Н. упомянем обработки семейства крыжовниковых (*Glossulariaceae*) и рода *Lonicera*, содержащиеся в «Арктической флоре СССР» (1984, 1987).

В. Н. участвовала в еще неопубликованном международном проекте «Панарктическая флора», для которой составила конспект родов, обработанных ею в «Арктической флоре СССР».

Как высококвалифицированный систематик, В. Н. принимала участие (совместно с морфологами М. Г. Николаевой и М. В. Разумовой) в написании книги «Справочник по проращиванию покоящихся семян» (1985). Она выполнила большую работу по проверке и уточнению латинских и русских названий более 2000 видов растений, приводимых в книге, указала их принадлежность к семействам и необходимые синонимы.

В. Н. была активнейшим автором многотомного научно-популярного издания «Жизнь растений». Она составила характеристики ряда семейств папоротникообразных для 4-го тома этого издания (1978) и многих семейств цветковых растений для 5(1), 5(2) и 6-го томов (1980, 1981, 1982). Всего В. Н. для «Жизни растений» были написаны статьи по 28 семействам, в том числе по таким крупным и сложным, как циатейные (*Cyatheaceae*), розовые, или розоцветные (*Rosaceae*), клузиевые (*Clusiaceae*, или *Guttiferae*) и орхидные (*Orchidaceae*). Работа над «Жизнью растений» была большой и трудной, связанной с изучением обширнейшей, в основном зарубежной

литературы по самым разным группам растительного мира. Статьям В. Н. свойствен профессионализм и прекрасное изложение материала, за что они всегда высоко оценивались редактором 5—6-го томов А. Л. Тахтаджяном.

В. Н. Гладковой, как и некоторым другим сотрудникам БИН (в основном М. Э. Кирпичникову, Т. В. Егоровой, Н. Н. Цвелеву, В. М. Виноградовой), приходилось уделять достаточно много времени написанию небольших по объему, но емких по содержанию статей по таксонам высших растений для 3-го издания «Большой Советской Энциклопедии» (БСЭ) и 2 изданий (1986, 1988) «Биологического энциклопедического словаря» (БЭС). Подготовка каждой такой статьи требовала просмотра большого числа литературных источников, извлечения из них новейшей информации, а затем неоднократного, как правило, переписывания текста статьи, чтобы она удовлетворяла количеству знаков и была принята редакторами. Для 12—30-го томов БСЭ (1973—1978) В. Н. написала 103 статьи, многие из которых являются подписными (т. е. после статьи указан ее автор), например «Кофейное дерево», «Секвойядендрон», «Спирея», «Ясень», «Ятрышник» и др. Более 50 статей ею опубликовано в БЭС.

Благодаря владению английским языком, В. Н. перевела с английского (совместно с М. Ф. Даниловой, И. М. Кислюк и Н. С. Мамушиной) книгу P. Raven, R. Ever и S. Eichhorn «Biology of Plants» (в русском переводе она вышла в 1990 г. под названием «Современная ботаника»). Ею переведены в этой книге следующие разделы: «Классификация живых существ», «Моховидные», «Споровые сосудистые растения», «Семенные растения», «Классификация организмов» и «Геологические эры». Кроме того, совместно с Т. В. Егоровой, В. Н. перевела «International code of botanical nomenclature (Tokyo code)...» («Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс)...)» (1996).

В. Н. постоянно вела очень большую научно-организационную работу. В течение 12 лет она была куратором Комаровской оранжереи, 13 лет (с 1971 по 1984 г.) — ученым секретарем научного семинара 2 лабораторий — Гербария и Систематики и географии высших растений. В 1972—1975 гг. В. Н. была одним из основных участников работы по подготовке и проведению XII Международного ботанического конгресса, проходившего в июле 1975 г. в Ленинграде. Она состояла членом Эмблемной комиссии и Информационного центра Конгресса, но особенно много времени и сил заняла у В. Н. работа в качестве секретаря сложнейшей секции «Систематическая и эволюционная ботаника» (организатором ее был А. Л. Тахтаджян) и организатора из нашей страны 4 из 6 симпозиумов: «Происхождение эукариотических клеток», «Компьютеры в систематике и флористике», «Учение о виде и видообразовании» и «Биосистематика и эволюция». Зарубежными организаторами этих симпозиумов были соответственно P. Raven, F. Perring, F. Ehrendorfer и D. Valentine. В. Н. занималась обширнейшей перепиской с крупными зарубежными ботаниками и в связи с этим интенсивно совершенствовала свои знания по английскому языку, участвовала в разработке программ заседаний и подготовке к печати тезисов. За большую и самоотверженную работу В. Н. была награждена именной медалью Конгресса.

12 лет (с 1978 по 1990 г.) В. Н. была секретарем секции «Сосудистые растения» в Координационном Научном совете по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». В ее обязанности входило составление отчетов по работам в области систематики, проводившимся во всех ботанических учреждениях бывшего Советского Союза, рассылка научной информации, участие в выездных сессиях Координационного совета в городах Ашхабад, Ереван, Кировабад, Сыктывкар, Ужгород и др., а также редактирование тезисов, чтение их корректур, участие в составлении программ заседаний секции в период подготовки VII и VIII съездов Всесоюзного ботанического общества (ВБО).

В. Н. много путешествовала. Свои первые поездки она совершила в 1961 и 1962 гг. на о-в Валаам в Ладожском озере вместе с Е. Г. Победимовой (1898—1973), известным систематиком, изучавшей также флору побережий Советского Союза. Итогом этих поездок была их совместная статья (1966), в которой дана характерис-

тика растительности острова и перечень встречающихся там видов сосудистых растений. В 1965 г. В. Н. посетила Северный Кавказ (Приэльбрусье: ущелье р. Адылсу, гора Чегет; Теберда, Пятигорск), где производила сборы по родам *Crataegus, Cotoneaster, Malus* и другим древесным розоцветным. В 1966 г. она совершила поездки в Западный Копетдаг (Кара-Кала, Кизыл-Арват, ущелья Ай-дере и Иол-дере) и вместе с Н. В. Шиловой на юг Дальнего Востока, в заповедники «Супутинский» и «Кедровая падь», где собрала большую коллекцию растений по разным группам. В 1971 г. В. Н. участвовала в геоботанической экспедиции Н. П. Литвиновой по степным районам Поволжья (из Гербария в составе этой экспедиции были С. С. Иконников и Т. Г. Леонова). Вместе с В. М. Виноградовой в 1974 г. она собирала гербарий по губоцветным и зонтичным в Восточном Крыму (в окрестностях г. Судака), а в 1976 г. — в окрестностях г. Львова. Кроме того, ими был изучен гербарий по этим семействам в Университете и Природоведческом музее г. Львова. В 1981 г. В. Н. ездила в Душанбе и посетила некоторые пункты Таджикистана. В 1985 г. с экспедицией И. Н. Сафроновой, а в 1986 г. вместе с Г. Н. Медведевой она совершила поездки во многие районы Кавказа в связи с изучением рода *Pyrus* (см. выше), а незадолго перед этим побывала с Т. Г. Леоновой в Дагестане.

Немало времени отдавала В. Н. гербарной работе — разборке, определению и инсерации старых гербарных залежей (в том числе и находившихся в кабинете А. И. Поярковой многочисленных материалов по розоцветным), определению новых гербарных коллекций, включая и свои большие личные сборы, определению эксикатного материала и написанию сопровождающего издаваемые эксикатные образцы текста, публикуемого также в издании «Список растений Гербария флоры СССР».

Подобно другим сотрудникам, В. Н. часто давала отзывы на авторефераты, нередко была внутренним рецензентом на предзащитах и выступала в качестве официального оппонента на защитах диссертаций, писала рецензии на опубликованные работы и на статьи для Ботанического журнала и других периодических изданий.

В. Н. оказывала помощь молодым ботаникам, включая и иностранных. В частности, она курировала в течение 4 лет (1976—1979 гг.) работу вьетнамского стажера Ву Нгуен Ты по папоротникам Вьетнама.

Ботаникам БИН РАН и других ботанических учреждений и вузов В. Н. охотно давала консультации по систематике разных групп растений и безотказно определяла поступавшие к ней гербарные сборы.

В. Н. пользовалась большим уважением и авторитетом у всех знавших ее ботаников. С ней можно было посоветоваться по многим научным вопросам, обсудить разные научные проблемы и найти более или менее оптимальные их решения. Совсем несхожие между собой люди приходили к В. Н. поделиться своими житейскими неурядицами и всегда встречали в ней понимание, сочувствие, единственно нужную реакцию и моральную поддержку. Будучи чутким, отзывчивым, искренним, тонко и глубоко чувствующим человеком, общительным и остроумным, к тому же хорошим рассказчиком, В. Н. всегда находилась в окружении друзей и знакомых.

В. Н. была незаурядной интеллектуальной личностью с философским складом ума. Ее суждения о разных сторонах жизни отличались глубиной и оригинальностью. У нее был ярко выраженный литературный дар, благодаря чему, как В. Н. не раз высказывалась, она быть может полнее выразила бы себя на филологическом поприще, нежели на биологическом. Судьба, однако, распорядилась иначе, и литературный талант хорошо послужил Валентине Николаевне в ботанике. Она писала легко, свободно и выразительно. Ее литературные способности воплощались не только в научных трудах, но и в прекрасно составленных поздравительных юбилейных адресах, а также в остроумных веселых стихах, без которых не обходились праздничные встречи коллег и друзей. Выйдя на пенсию осенью 1996 г. в связи с обострившейся болезнью сердца, В. Н. хотела спокойно, без вечной спешки, поразмышлять о жизни, почитать, пописать стихи и просто отдохнуть. Но этим мечтам не суждено было осуществиться.

Светлая память о Валентине Николаевне Гладковой, талантливом ученом, внесшим весомый вклад в ботаническую науку, и глубоко порядочном, добром, интеллигентном человеке надолго сохранится в сердцах ее современников. В. Н. была нашим большим другом, и ее безвременную, ничем не восполнимую утрату мы ощущаем повседневно.

Похоронена Валентина Николаевна Гладкова в Санкт-Петербурге, на Серафимовском кладбище.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. Н. ГЛАДКОВОЙ

1963. (Рец.) F. Ehrendorfer. Cytotaxonomische Beitrage zur Genese der mitteleuropaischen Flora und Vegetation — Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1962. Bd 48. H. 5 // Бот. журн. Т. 48. № 7. С. 1067—1069.

1966. Флористические исследования на Валааме // Бот. журн. Т. 51. № 4. С. 495—508. (Совместно с Е. Г. Победимовой).

1967. Хромосомные числа некоторых видов *Cotoneaster* Medic. и *Crataegus* L. // Бот. журн. Т. 52. № 3. С. 354—356.

Цитологическое изучение спонтанного гибридогенного рода *Sorbocotoneaster* Pojark. // Бот. журн. Т. 52. № 7. С. 981—983.

1968. Кариологическое изучение родов *Crataegus* L. и *Cotoneaster* Medic. (*Maloideae*) в связи с их систематикой // Бот. журн. Т. 53. № 9. С. 1263—1273.

1969. О систематическом положении рода *Dichotomanthes* Kuzn. // Бот. журн. Т. 54. № 3. С. 431—436.

1970. Кариологическое исследование родов подсемейства *Maloideae* и вопросы их систематики и филогении: Дис. ... канд. биол. наук. Л. 170 с.

Кариологическое исследование родов подсемейства *Maloideae* и вопросы их систематики и филогении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 24 с.

1972. О происхождении подсемейства *Maloideae* // Бот. журн. Т. 57. № 1. С. 42—49.

1973—1978. Статьи по таксонам цветковых растений в 12—30 тт. 3-го изд. Большой Советской Энциклопедии (Роды: Кофейное дерево, Лаванда, Магония и др.) // М.: Советская Энциклопедия. (Всего 103 статьи).

1978. Семейство адиантовые (*Adianthaceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 4. С. 189—199.

Семейство аспленивые (*Aspleniaceae*) // Там же. С. 222—234.

Семейство диптерисовые (*Dipteridaceae*) // Там же. С. 204—205.

Семейство мараттиевые (*Marattiaceae*) // Там же. С. 275—280.

Семейство матониевые (*Matoniaceae*) // Там же. С. 202—204.

Семейство циатейные (*Cyatheaceae*) // Там же. С. 211—218.

Семейство яснотковые (*Lamiaceae*), характеристика семейства и ключ для определения родов // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 3. С. 124—168.

Роды *Ajuga* L., *Teucrium* L., *Rosmarinus* L., *Scutellaria* L., *Marrubium* L., *Lavandula* L., *Sideritis* L., *Nepeta* L., *Glechoma* L., *Dracocephalum* L., *Lallemantia* Fisch. et C. A. Mey., *Prunella* L., *Melittis* L., *Eremostachys* Bunge, *Phlomis* L., *Galeopsis* L., *Lamium* L., *Galeobdolon* Adans., *Chaiturus* Willd., *Leonurus* L., *Molucella* L., *Ballota* L. // Там же. С. 130—168.

Роды *Lycopus* L., *Perilla* L., *Elsholtzia* Willd., *Ocimum* L. // Там же. С. 204, 207—209.

Linaria creticola Kuprian. и *Orthanta lutea* Kerner ex Wettst. // Список растений Гербария флоры СССР. Т. 22. Вып. 117. С. 68—69.

1980. Виды подрода *Cylactis* рода *Rubus* L. на Чукотском полуострове // Новости сист. высш. раст. Т. 17. С. 151—156.

Семейство барбеевые (*Barbeyaceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 5. Ч. 1. С. 289—290.

Семейство дидимелесовые (*Didymelaceae*) // Там же. С. 234—235.

Семейство миротамновые (*Myrothamnaceae*) // Там же. С. 246—248.

Семейство платановые (*Platanaceae*) // Там же. С. 242—246.

1981. Семейство библисовые (*Byblidaceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 5. Ч. 2. С. 158—159.

Семейство вошизиевые (*Vochysiaceae*) // Там же. С. 284—285.

Семейство дербенниковые (*Lythraceae*) // Там же. С. 206—209.

Семейство жимолостные (*Caprifoliaceae*) // Там же. С. 375—378.

Семейство истодовые (*Polygalaceae*) // Там же. С. 285—287.

Семейство клузиевые (*Clusiaceae*) // Там же. С. 27—32.

Семейство мальпигиевые (*Malpigiaceae*) // Там же. С. 282—284.

Семейство маслиновые (*Oleaceae*) // Там же. С. 371—375.

Семейство медузагиновые (*Medusagynaceae*) // Там же. С. 26—27.

Семейство неурадовые (*Neuradaceae*) // Там же. С. 188—189.

Семейство розоцветные (*Rosaceae*) // Там же. С. 175—188.

Семейство роридуловые (*Roridulaceae*) // Там же. С. 155—158.

Семейство сарколеновые (*Sarcolaenaceae*) // Там же. С. 126—128.

Семейство хризобалановые (*Chrysobalanaceae*) // Там же. С. 187—188.

(Рец.) Tomlison P. B. The biology of trees native to tropical Florida. Massachusetts : Alltson, 1980. 180 p. // Бот. журн. Т. 66. № 7. С. 1077—1078.

Dracocephalum nutans L., *D. thymiflorum* L., *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, *Hyssopus cretaceus* Dubjan. // Список растений Гербария флоры СССР. Т. 23. Вып. 119. С. 16—17.

1982. Семейство бурманниевые (*Burmanniaceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 6. С. 244—246.

Семейство гипоксисовые (*Hypoxidaceae*) // Там же. С. 198—203.

Семейство корсиевые (*Corsiaceae*) // Там же. С. 246—247.

Семейство орхидные (*Orchidaceae*) // Там же. С. 248—275.

Семейство триурисовые (*Triuridaceae*) // Там же. С. 48—50.

1984. Семейство крыжовниковые (*Glossulariaceae*) // Арктическая флора СССР. Т. 9. № 1. С. 96—102.

Семейство розоцветные (*Rosaceae*). Характеристика семейства и ключ для определения родов // Там же. С. 102—107. (Совместно с Б. А. Юрцевым).

Род *Aruncus* L. — волжанка // Там же. С. 114—115.

Род *Comarum* L. — сабельник // Там же. С. 134—137.

Род *Cotoneaster* Medic. — кизильник // Там же. С. 115—118.

Род *Filipendula* Mill. — лабазник // Там же. С. 286—288.

Род *Padus* Mill. — черемуха // Там же. С. 306—308.

Род *Pentaphylloides* Duham. — курильский чай // Там же. С. 132—134.

Род *Rubus* L. — малина // Там же. С. 121—131.

Род *Spiraea* L. — спирея // Там же. С. 107—114.

1985. О кавказских видах рода *Spiraea* L. (*Rosaceae*) // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 22. С. 133—136.

Систематический обзор дикорастущих и широко культивируемых видов рода *Spiraea* L. (*Rosaceae*) флоры европейской части СССР // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 22. С. 126—133.

Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука. 348 с. (Совместно с М. Г. Николаевой и М. В. Разумовой).

1986. [Более 50 статей по различным видам растений.] // Биологический энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия. 831 с.

1987. Род *Lonicera* L. // Арктическая флора СССР. Л.: Наука. Т. 10. С. 25—26.

Новый вид рода *Pyrus* L. из Закавказья // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 24. С. 103—106.

1988. Виды рода *Pyrus* L. флоры Талыша // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 25. С. 96—102.

Armeniaca mandshurica (Maxim.) Skvorts., *Cotoneaster alaunicus* Golits., *Cotoneaster lucidus* Schlecht., *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark. // Красная книга РСФСР. М.: Росагропромиздат. С. 400, 401, 403, 409.

О полиморфизме рода *Pyrus* L. на Кавказе // Тез. докл. 8-го Делегат. съезда ВБО «Актуальные вопросы ботаники в СССР». Алма-Ата: Наука. С. 16.

1989. Заметка о видах рода *Pyrus* L. флоры Кавказа // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 26. С. 104—113.

1990. К цитосистематике рода *Pyrus* (*Rosaceae*) // Бот. журн. Т. 75. № 9. С. 1261—1264. (Совместно с Л. И. Свешниковой).

Обзор видов рода *Pyrus* (*Rosaceae*) флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 75. № 6. С. 874—883.

Spiraea crenata L., *Pyrus elaeagnifolia* Pall. // Список растений гербария флоры СССР. Т. 27. Вып. 141. С. 67.

1990. Что такое *Pyrus raddeana* Woronow (*Rosaceae*)? // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 27. С. 73—75.

1991. Новый для флоры Кавказа вид груши *Pyrus turcomanica* Maleev (*Rosaceae*) // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 28. С. 80—81.

1993. *Dracocephalum parviflorum* Nutt. (*Lamiaceae*) — новый заносный вид во флоре России // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 29. С. 117—118. (Совместно с Н. Г. Ильминских).

Другими глазами (рецензия на рецензию) (М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова, С. В. Никитина, С. К. Самсонов. Орхидеи нашей страны. М.: Наука. 1991. 223 с.) // Бот. журн. Т. 78. № 10. С. 110—111.

Spiraea aquilegifolia Pall., *S. chamaedrifolia* L., *S. dahurica* (Rupr.) Maxim., *S. humilis* Pojark., *S. salicifolia* L. // Список растений гербария флоры СССР. Т. 28. Вып. 147. С. 71—72.

1994. Обзор видов рода *Cotoneaster* (*Rosaceae, Maloideae*) флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 79. № 3. С. 110—114.

1996. Заметка о кубинских видах рода *Salvia* L. (*Labiatae*) секции *Micranthae* (Benth.) Elping. // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 30. С. 150—152.

Новые виды рода *Crataegus* L. с Кавказа // Там же. С. 96—98.

Работы, переведенные и опубликованные В. Н. Гладковой совместно с другими авторами

Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника / Пер. с англ. М.: Мир, 1990. Т. 1. 347 с.; Т. 2. 344 с. (Совместно с М. Ф. Даниловой, И. М. Кислюк, Н. С. Мамушиной).

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятый Пятнадцатым Междунар. бот. конгр. (Иокогама, август—сентябрь 1993 г.) /

Подготовили и отредактировали В. Гройтер (председатель), Ф. Р. Барри, Э. М. Бюрде, У. Г. Челонер, В. Демулен, Д. Л. Хоксворт, П. М. Йёргенсен, Д. Х. Николсон, П. К. Силва, П. Трехейн (члены), Дж. МакНил (секретарь Редакционного комитета). Пер. с англ. СПб.: Мир и семья-95, 1996. 191 с. (Совместно с Т. В. Егоровой).

© *Т. В. Егорова, В. М. Виноградова*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 XII 1998

УДК 92(47 + 57) : 581.5

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 4

ПАМЯТИ МАРИНЫ СЕРГЕЕВНЫ БОЧ (1931—1998)

V. I. VASILEVICH, E. O. KUZMINA, V. A. SMAGIN, T. K. YURKOVSKAYA. IN MEMORIAM: MARINA SERGEEVNA BOTCH (1931—1998)

18 марта 1998 г. на 68-м году жизни скончалась Марина Сергеевна Боч, доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Марина Сергеевна Боч родилась 28 января 1931 г. в г. Ленинграде в семье потомственных петербургских педагогов и ученых. В 1948 г. М. С. поступила в Ленинградский государственный университет (ЛГУ) на биолого-почвенный факультет, кафедру геоботаники которого и закончила в 1953 г. В феврале 1954 г. поступила в аспирантуру Ботанического института АН СССР (БИН), где ее научным руководителем была Екатерина Алексеевна Галкина. С тех пор жизнь М. С. была неразрывно связана с БИН. В 1959 г. М. С. защитила кандидатскую диссертацию «Растительный покров как показатель строения торфяной залежи». С 1957 г. М. С. работает в должности младшего научного сотрудника, с 1966 г. — старшего научного сотрудника лаборатории растительности Крайнего Севера, а с 1968 г. — лаборатории растительности лесной зоны отдела геоботаники. В 1992 г. М. С. защитила докторскую диссертацию «Флора и растительность болот Северо-Запада и принципы их охраны» и в следующем году была утверждена в должности ведущего научного сотрудника. В 1994 г. Марине Сергеевне присвоено ученое звание — профессор.



На протяжении всей жизни М. С. была неутомимым путешественником, увлеченным геоботаником-исследователем, объездившим весь Советский Союз от Калининградской обл. до Камчатки и от Таймыра до Кушки, а в последние годы жизни — и болота разных стран мира: от калифорнийского побережья США на западе до Японии на востоке.

В начале научной деятельности М. С. занималась изучением растительности и строения торфяной залежи болот Средней Карелии, их классификацией и выявлением взаимосвязи между ними, индикационных свойств растительности по отношению

к торфяной залежи. Период с 1960 по 1963 г. М. С. посвящает изучению болот тундры и лесотундры, работая совместно с Н. Г. Солоневич на лесотундровом стационаре БИН. Ею сделано большое количество описаний растительности болот лесотундры, собран обильный материал по флоре этих болот, по биологии и экологии растений болот лесотундры. С 1965 по 1969 г. она совершила ряд экспедиционных поездок на Таймыр, Ямал, в низовья р. Индигирки. Ею уточнена и расширена классификация болот тундры, выявлены их региональные особенности, специфика флоры, торфа и торфяных залежей. Установлен возраст болот тундры — они оказались очень молодыми, чем и объясняется малая мощность их залежи (а не медленным накоплением фитомассы, как предполагалось ранее). В 1970—1974 гг., во время работы в Печоро-Илычском заповеднике кроме подробного изучения в ходе комплексных биогеоценологических исследований флоры и растительности болот Мариной Сергеевной был начат мониторинг — заложены площадки для наблюдения за заболачиванием, приростом болот, разложением растительных остатков. Здесь ею были впервые описаны евтрофные аапа-болота Верхнеилычской низменности, прослежена граница между провинциями аапа-болот и верховых болот восточно-европейской части СССР. С 1976 г. М. С. приступает к исследованию растительности болот северо-запада СССР; совершенными ею маршрутными исследованиями были охвачены все регионы Ленинградской, Псковской, Новгородской, Калининградской областей, Эстонии, Латвии, Литвы. Результатом этих исследований явилась докторская диссертация, опубликованная в 1993 г. в виде монографии. Одновременно с изучением болот Северо-Запада проводились экспедиции по изучению растительности русского Севера. В 1976 и 1977 гг. совместно с В. В. Мазингом написана на русском и английском языке монография «Экосистемы болот СССР», опубликованная в 1979 г. издательством «Наука» и в серии «Экосистемы мира», ставшая настольной книгой болотоведов. В монографии «Флора и растительность болот Северо-Запада и принципы их охраны» дана всесторонняя характеристика флористической и синтаксономической структуры растительности болот крупного региона бореальной зоны. При этом были выявлены редкие виды флоры болот и показаны их местонахождения. Дан синтаксономический анализ болотной растительности региона: она отнесена к 3 типам, 5 классам (в системе Браун-Бланке), 46 ассоциациям. М. С. дала подробное районирование растительности болот Северо-Запада, в пределах региона ею выделено 36 болотных районов, на территории Ленинградской обл. открыт и описан тип аапа-болот, ранее известный лишь на севере европейской части России. В последние годы жизни М. С. уделяла много времени и сил организации и проведению мониторинга болотной растительности на охраняемых территориях — в Нижне-Свирском заповеднике, в заказниках Юнтоловском и Чистый мох.

С рубежа 1950—1960-х гг. начинается активная деятельность М. С. как рецензента и популяризатора работ болотоведов разных стран мира на страницах журналов Ботанического, Реферативного, «Экология». Крупной вехой в этом деле явилась публикация в серии «Итоги науки», во втором томе «Ботаника», детальной сводки «Достижения современного болотоведения».

С начала 1960-х гг. М. С. активно участвует в работе Всесоюзного ботанического общества. С момента организации секции болотоведения в 1963 г. она была секретарем секции, а с 1970 г. — бессменным председателем этой секции, энергично руководящим ее работой.

Марину Сергеевну всегда отличала активная организаторская деятельность в общественно-научной жизни: в середине 1960-х гг. она — член межведомственной комиссии по аэрофотосъемке и Научного совета по проблемам ботаники, ученый секретарь секции болотных биогеоценозов Научного совета по биогеоценологии. В 1965 г. была начальником Таймырской экспедиции Лаборатории растительности Крайнего Севера, в 1978—1980 гг. — начальником Северо-Западной экспедиции Лаборатории растительности лесной зоны. В 1973—1975 гг. она — активный участник подготовки и проведения XII Международного ботанического конгресса, заместитель председателя экскурсионной службы конгресса, организатор секции и симпо-

зиума «Экосистемы болот». М. С. была председателем оргкомитета болотных совещаний 1974 г. в Дарвинском заповеднике, в 1974 г. — в Ленинграде (по охране болот), членом оргкомитета съезда ВБО в Киеве (1973 г.) и в Кишиневе (1978 г.), совещания по классификации болот в Киеве (1972 г.), совещания по генезису и динамике болот в Москве (1975 г.), совещания-семинара по Нечерноземной зоне в Иваново (1978 г.), Всесоюзных совещаний по болотоведению (1977, 1979, 1982 гг.), в дальнейшем участвует во всех съездах ВБО, всесоюзных съездах по болотоведению, в совещаниях по частным вопросам болотоведения, многие из которых лично организует.

К тому же времени, в 1962 г., относится начало деятельности М. С. по популяризации научных знаний: в научно-популярном журнале «Глобус» печатается ее работа «Болота и их роль в жизни человека». В 1991 г. она сдала в печать в издательство «Экология» книгу «Таинственный мир болот».

М. С. постоянно давала консультации работникам различных производственных и научных организаций по вопросам болотоведения и охраны растительного мира. Она была членом Научного совета Нижне-Свирского заповедника, консультантом Коми филиала АН СССР и Дарвиновского заповедника. В 1991 г. была выполнена работа для Ленгипротранса по восстановлению нарушенной растительности при строительстве железной дороги на Ямале, в 1990 г. — по изучению влияния газовых скважин на болота в Западной Камчатке (для Камчатгеологии). В 1996 и 1997 гг. М. С. проводит экспертизу по оценке воздействия на растительный покров строящихся высокоскоростной магистрали и трубопровода Ярославль—Приморск (граница с Финляндией). С 1978 г. начинается работа по использованию фильтрационной способности болот в промышленных целях — для очистки стоков животноводческих ферм и комплексов. Метод нашел практическое воплощение в совхозах «Пашский» (Волховский р-н) и «Спиринский» (Ломоносовский р-н).

С конца 1960-х гг. начинается активная природоохранная работа М. С., она становится ученым секретарем советской группы «Телма», публикует совместно с А. А. Ниценко статью «Об охране болот в СССР» (1971). В 1973 г. совместно с В. В. Мазингом опубликован «Список болот европейской части СССР, требующих охраны», включивший в себя 142 болота. В 1978 г. М. С. составляет список болот СССР, охраняемых и рекомендованных к охране, в связи с составлением Госпланом СССР Генеральной схемы использования болот до 1990 г. Этот список, включающий в себя 305 болот общей площадью 1.5 млн га, опубликован в книге «Экосистемы болот СССР». С середины 1970-х гг. М. С. — председатель секции охраны растительного мира Научного совета по проблемам ботаники, председатель секции охраняемых территорий Областного совета Общества охраны природы, член экспертной группы по отводу земель при Облисполкоме. Мариной Сергеевной впервые разработаны основные положения охраны болот. Обоснована необходимость охраны болот, базирующаяся на 8 критериях их значимости. С учетом этих критериев, а также природного разнообразия болот Северо-Запада по инициативе и при участии М. С. под охрану взято 184 тыс. га болот (9.2 %). Намечено для охраны 17 тыс. га болот. М. С. регулярно посещала охраняемые территории, следила за их состоянием. Была редактором сборника «Очерки растительности особо охраняемых территорий Северо-Запада», где ею самой написано 18 очерков. Она активно участвовала в составлении паспортов на охраняемые территории Ленинградской обл. До последнего времени ею проводилась большая работа по организации новых охраняемых территорий. В 1993 и 1994 гг. М. С. участвует в работе комплексных экспедиций, в том числе российско-финской, по изучению растительности островов Финского залива, где проектируется создание второго на территории Ленинградской обл. заповедника. С 1994 г. М. С. работает над созданием «Красной книги Фенноскандии» в качестве руководителя этой работы, создателя авторского коллектива и редактора. М. С. написала раздел по охраняемым территориям Гатчинского р-на для проекта создаваемого национального парка «Верхний Оредеж». Она участвовала в написании «Красной книги Ленинградской области» как автор первого тома и редактор всего

трехтомного издания в целом. В последние годы жизни М. С. являлась членом Научного совета при Ленкомприроде, членом правления международной организации по охране болот «IMCG». Последней работой М. С., которую она завершила накануне ухода из жизни, был «Список болот России, имеющих международное значение» (Рамсарские участки), составленный по заказу международной организации по сохранению водно-болотных угодий «Wetlands international».

М. С. активно готовила кадры болотоведов-геоботаников. Под ее руководством выполнены и успешно защищены 5 кандидатских диссертаций. Она читала курс болотоведения в ряде университетов, в том числе и Ленинградском. М. С. обладала редким даром устанавливать и поддерживать чрезвычайно широкие, не только научные, но и чисто человеческие контакты в своей стране и за ее пределами.

В 1972 г. М. С. участвует в работе международного конгресса по торфу в Хельсинки, в 1988 г. на международном конгрессе по торфу в Ленинграде руководила одной из экскурсий. М. С. в 1987 г. работала в Финляндии, в 1991—1995 гг. — в США, в университете штата Орегон. Участвовала в работе ряда международных совещаний. Летом 1997 г. М. С. организовала на Соловецких о-вах международное совещание «Растительность болот Европейского Севера».

М. С. ушла из жизни неожиданно для подавляющего большинства людей, знавших ее. Хотя М. С. и болела в течение последних полутора лет, но о тяжести ее болезни было трудно догадаться: она болезни не сдавалась, трудилась как никогда активно, была полна планов, преисполнена жаждой деятельности и работала буквально до своего последнего часа. И она успела очень много сделать.

За последние годы М. С. написаны, но еще не опубликованы следующие работы: «Болота на трассе ВСМ» (сборник, посвященный высокоскоростной магистрали), «Красная книга Фенноскандии» (с коллективом соавторов), «Оценка ресурсов болот» (сборник под ред. И. С. Коплан-Дикса), «Проблемы организации рекреации и управления заказником в условиях большого города (на примере Юнтоловского заказника)» (Труды совещания по охраняемым территориям С.-Петербурга), «Растительность болот Ленинградской области», «Таинственный мир болот» (20 п. л.), «Туризм на ООПТ» (сборник под редакцией Э. И. Слепяна), «Экологическое нормирование допустимой нагрузки на экосистемы и методы ее оценки» (Труды совещания РАН) (1996), «Klasses Oxycocco-Sphagnetea and Scheuchzerio-Caricetea fuscae (ord. Scheuchzerietalia)» (в одном из последних номеров «Braun-Blanquetia»).

М. С. — классик болотоведения, ее работы будут изучать многие поколения будущих исследователей. Светлая память о Марине Сергеевне останется в наших сердцах!

Похоронена Марина Сергеевна на Богословском кладбище г. Санкт-Петербурга.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ М. С. БОЧ

1956. Об одном интересном типе болот Карелии // Бот. журн. Т. 41. № 11. С. 1631—1633. (Совместно с Т. К. Юрковской).

1958. К вопросу об использовании растительного покрова как индикатора строения торфяной залежи // Вестн. ЛГУ. Биология. № 3. Вып. 1. С. 35—47.

Растительный покров и его связь с торфяной залежью болотных массивов различных типов // Бот. журн. Т. 43. № 4. С. 533—544.

1959. К вопросу о строении торфяных залежей болот Средней Карелии // Тр. Карел. фил. АН СССР. Вып. 15. С. 94—107.

Растительный покров как показатель строения торфяной залежи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 20 с.

1961. Об открытии регулярных собраний ленинградских болотоведов // Бот. журн. Т. 46. № 7. С. 1069—1070.

1962. О болотных массивах западных районов Подольской возвышенности // Бот. журн. Т. 47. № 4. С. 506—518. (Совместно с Н. И. Рубцовым).

[Рец.] Havas P. Vegetation und Ökologie der ostfinnishen Hangmoore. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. «Vanamo», 31, 2, 1960 // Бот. журн. Т. 47. № 11. С. 1690—1691.

[Рец.] Пидопличко А. П. Торфяные месторождения Белоруссии (генезис, стратиграфия и районирование). Минск: Изд-во АН БССР, 1961 // Бот. журн. Т. 47. № 6. С. 875—878.

1963. Задачи и основные направления исследований на лесотундровом стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР // Бот. журн. Т. 48. № 5. С. 773—777. Совместно с Б. Н. Нориным, Н. Г. Солоневич, А. Т. Рахманиной, А. Е. Катениным.

Индикаторная роль растительных сообществ болот по отношению к строению торфяной залежи (на примере некоторых сообществ болот Ленинградской области, Карелии, Белоруссии) // Учен. зап. Тартус. гос. ун-та. Тр. по ботанике. 7. Вып. 145. Тарту. С. 270—276.

Об аапа-болотах на северо-востоке европейской части СССР // Бот. журн. Т. 48. № 12. С. 1818—1822.

Работа секции флоры и растительности Всесоюзного ботанического общества (1961—1962 гг.) // Бот. журн. Т. 48. № 3. С. 467—469. (Совместно с А. Н. Лукичевой).

1964. Болота и их роль в жизни человека // Альманах «Глобус».

К вопросу об изображении болот на геоботанических картах // Программа и тез. докл. науч. конф., посвящ. 100-летию проф. И. И. Кузнецова / Тартус. гос. ун-т. С. 22—25.

Международный конгресс по торфу в Ленинграде (15—22 VIII 1963 г.) // Бот. журн. Т. 49. № 3. С. 464—469. (Совместно с Н. Г. Солоневич).

(Рец.) Eurola S. Über die regionale Einteilung der südfinnischen Moore Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. «Vanamo», 33, 2, 1962 // Бот. журн. Т. 49. № 5. С. 746—749.

Современное состояние вопроса об использовании индикаторной роли растительного покрова болот по отношению к строению и свойствам торфяной залежи // Тр. МОИП. Т. 8. С. 72—76.

Сопоставление болотных районов Карелии, Кольского полуострова и Финляндии // Бот. журн. Т. 49. № 7. С. 980—988. (Совместно с Т. К. Юрковской).

Строение торфяной залежи под древесными и древесно-гидрофильномоховыми сообществами на болотных массивах Средней Карелии // Учен. зап. Петрозаводск. ун-та. Т. 12. Вып. 2. С. 90—105.

1965. Основные проблемы и направления развития болотоведения в странах Европы за период 1945—1963 гг. // Бот. журн. Т. 50. № 2. С. 245—265.

Особенности стратиграфии лесотундровых болот на крайнем северо-востоке Коми АССР // Изв. ГО Коми АССР. Сыктывкар. Вып. 10. С. 68—79. (Совместно с Н. Г. Солоневич).

Работа секции болотоведения Всесоюзного ботанического общества в 1963—1964 гг. // Бот. журн. Т. 50. № 1. С. 160—163.

Совещание по проблеме «Современные пути и методы изучения болот» (Ленинград, 8—12 дек. 1964 г.) // Бот. журн. Т. 50. № 7. С. 1031—1036. (Совместно с Н. Г. Солоневич).

1967. Болота восточноевропейской лесотундры и их особенности // Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л.: Наука. (Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 7). С. 182—193. (Совместно с Н. Г. Солоневич).

Стратиграфия и возраст болот восточноевропейской лесотундры // Природа болот и методы их исследований. Л.: Наука. С. 98—103. (Совместно с Н. Г. Солоневич).

1968. К методике изучения временных смен растительности на болотах // Материалы по динамике растительности. Владимир. С. 138—139.

В. Н. Сукачев и русское болотоведение // Бот. журн. Т. 53. № 2. С. 168—173.

1969. Использование аэрофотоснимков при изучении растительности тундр // Пробл. ботаники. Л.: Наука. Т. 11. С. 61—71. (Совместно с С. А. Грибовой и А. Е. Катениным).

Исследование структуры растительности валиков полигональных тундровых болот // Количественные методы анализа растительности. Тарту. С. 181—182. (Совместно с В. И. Василевичем).

О связи растительности и почв в некоторых типах тундр и полигональных болот // Бот. журн. Т. 54. № 8. С. 1228—1241. (Совместно с В. И. Василевичем и И. В. Игнатенко).

Первая ботаническая экскурсия по Карелии (17—26 июня 1967 г.) // Бот. журн. Т. 54. № 4. С. 645—647.

III генеральная ассамблея и симпозиум по МБП (Варна, 4—10 апр. 1968 г.) // Бот. журн. Т. 54. № 5. С. 809—811. (Совместно с В. М. Свешниковой).

1970. Изучение биогеоценозов болот // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 4. С. 553—561. (Совместно с Н. И. Пьявченко и А. А. Ниценко).

Количественная оценка связи растительности и почв в тундровой зоне // Экология. № 5. С. 25—34. (Совместно с В. И. Василевичем и И. В. Игнатенко).

К сравнительной характеристике состава, структуры и экологии растительных сообществ болот и заболоченных редколесий на северо-востоке Коми АССР // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар: Коми кн. изд-во. С. 45—52. (Совместно с Н. Г. Солоневич).

Микроклимат // Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука. (Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 10. Ч. 1). С. 87—138. (Совместно с Б. Н. Нориным и Н. Г. Солоневич).

Опыт применения статистического анализа для выделения однородных по ботаническому составу слоев в торфяной залежи // Бот. журн. Т. 55. № 8. С. 1142—1149.

Печеночники, мхи и лишайники // Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука. (Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 10. Ч. 1). С. 47—55. (Совместно с А. Е. Катениным).

Растительный покров и почвы // Там же. С. 78—87. (Совместно с Б. Н. Нориным, А. В. Друзиным и Н. Г. Солоневич).

Фенологические наблюдения в растительных сообществах заболоченного ряда // Там же. С. 321—326.

1971. Болота Ямала // Бот. журн. Т. 56. № 10. С. 1421—1435. (Совместно с Т. В. Герасименко и Ю. С. Толчельниковым).

О некоторых особенностях растительности и почв тундровой зоны Ямала // Изв. ВГО. Т. 103. Вып. 6. С. 531—538. (Совместно с Т. В. Герасименко и Ю. С. Толчельниковым).

Об охране болот в СССР // Вопросы охраны ботанических объектов. Л.: Наука. С. 36—42. (Совместно с А. А. Ниценко).

1972. Болота и заболоченные редколесья и тундры // Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука. (Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 11. Ч. 2). С. 260—324. (Совместно с Н. Г. Солоневич).

Болота тундровой зоны и их особенности // Строительство на торфяных грунтах. Калинин: Изд-во КПИ. Вып. 2. С. 33—36.

О применении индикационных свойств растительности болот при установлении типа питания // Основные принципы типологии болотных биогеоценозов. Л.: Наука. С. 39—54.

Some problems of mires study in the tundra // Proceed. of the 4th Intern. Peat Congress. Helsinki. Vol. 1. «Virgin peatlands». P. 143—148.

1973. Дешифровочные признаки болот тундровой зоны на аэрофотоснимках (на примере Ямала) // Применение аэрофотосъемки при изучении лесных и болотных мелиоративных фондов. Л.: Наука. С. 72—80. (Совместно с Ю. С. Толчельниковым).

О значении исследований В. Н. Сукачева в области болотоведения, палеогеографии и палеоботаники // Сукачев В. Н. Избранное. Л.: Наука. Т. 2. С. 5—12. (Совместно с Н. И. Пьявченко).

Список болот европейской части СССР, требующих охраны // Бот. журн. Т. 58. № 8. С. 1184—1196. (Совместно с В. В. Мазингом).

Principles of mire classification in the USSR // Proceed. of Mire Sympos. in Glasgo. Helsinki. P. 1—6.

1974. Болота тундровой зоны Сибири (принципы типологии) // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука. С. 146—154.

Взаимосвязь растительности и среды в пределах болотных фитоценозов // Количественные методы анализа растительности: Матер. IV Всесоюз. совещ. Уфа. С. 27—29. (Совместно с В. И. Василевичем).

К флоре низовьев реки Индигирки в пределах тундровой зоны // Бот. журн. Т. 59. № 6. С. 839—849. (Совместно с В. Т. Царевой).

Основные принципы классификации типов болот, используемые в зарубежных странах // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука. С. 21—27.

Предисловие // Там же. С. 3—5. (Совместно с Т. С. Абрамовой и Е. А. Галкиной).

О типе болотной растительности // Бот. журн. Т. 59. № 8. С. 1099—1101.

IV международный конгресс по торфу // Бот. журн. Т. 59. № 1. С. 145—151.

1975. Анализ взаимосвязи компонентов биогеоценозов на примере тайги Северного Предуралья // Биологические проблемы Севера. Ботаника: Тез. докл. Петрозаводск. С. 46—48. (Совместно с В. И. Василевичем, Т. П. Константиновой, Н. М. Пахоруковым и Т. В. Бибиковой).

Болота низовьев р. Индигирки (в пределах тундровой зоны) // Флора. Систематика и филогения растений. Киев: Наук. думка. С. 239—245.

Опыт крупномасштабного картирования тундры // Аэрометоды изучения лесных ландшафтов. Красноярск: Изд-во СО АН СССР. С. 196—209. (Совместно с В. И. Василевичем).

[Рец.] Классификация болот и торфов. (Тр. симпоз. в Глазго, 1973) // Бот. журн. Т. 60. № 8. С. 1204—1206. (Совместно с Е. А. Галкиной).

1976. Комплексные работы Верхне-Печорской экспедиции на территории заповедника // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. Вып. 13. С. 5—18. (Совместно с В. И. Василевичем).

Экскурсии на XII Международном ботаническом конгрессе // Бот. журн. Т. 61. № 6. С. 841—846. (Совместно с В. И. Василевичем и Е. О. Филипьевой).

Activities in mire conservation for preserving the integrity of the natural environment in the USSR // Proceed. of the 5th Int. Peat Congr. Poznan. Vol. 1. P. 44—46. (In common with V. Masing).

1977. Некоторые проблемы и итоги в области охраны болот // Актуальные проблемы охраны природы / Иванов. гос. ун-т. Иваново. С. 91—94. (Совместно с В. В. Мазингом).

Охрана природных ресурсов торфяных месторождений — неотъемлемая часть охраны природы // Исследования торфяных месторождений / КГУ. Калинин. Вып. 2. С. 13—17.

Сплавина // БСЭ. М.: Сов. энциклопедия. Т. 24. С. 975.

Сфагновое болото // БСЭ. М.: Сов. энциклопедия. Т. 25. С. 327.

Торфяники // БСЭ. М.: Сов. энциклопедия. Т. 26. С. 121.

1978. Достижения современного болотоведения // Современные болотоведение и тундроведение. (Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 2.) М.: ВИНИТИ. С. 5—65.

Некоторые закономерности разложения растений на болотах как основа динамики болот // Генезис и динамика болот. М.: Изд-во МГУ. Ч. 1. С. 18—24.

Опыт статистического анализа связи растительности болот с отложенным ею торфом // Там же. С. 41—47. (Совместно с В. И. Василевичем).

1979. Болота Псковской области: их использование и охрана. Тез. докл. на конф. по охране памятников природы Псковской области. Псков. С. 6—9.

О годичном приросте кустарничков в лесу и на болоте (на примере северо-восточной европейской части СССР) // Тр. Дарвин. заповедника. Вып. 15. Болота и болотные ягодники. Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во. С. 44—51.

Охрана растительного мира в СССР (обзор исследований) // Бот. журн. Т. 64. № 7. С. 1051—1065. (Совместно с Б. П. Колесниковым, А. М. Семеновой-Тян-Шанской и В. И. Парфеновым).

Сопряженные изменения растительности и почв при заболачивании сосновых лесов (на примере Коми АССР) // Тр. Дарвин. заповедника. Вып. 15. Болота и болотные ягодники. Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во. С. 32—38. (Совместно с В. И. Василевичем, Т. П. Константиновой).

Экосистемы болот СССР. Л.: Наука. 187 с. (Совместно с В. В. Мазингом).

Regionality of mire complex types in the USSR // Classification of peat and peatlands. Helsinki.

1980. Болота Верхней Волги, перспективы их использования и охраны // Комплексное изучение и рациональное использование природных ресурсов. М.: Наука. С. 112—113.

Болота верховьев Печоры и Илыча (Северное Предуралье) // Болота Европейского Севера СССР. Структура, генезис, динамика. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР. С. 42—75. (Совместно с В. И. Василевичем).

Болота окрестностей Сегежского озера (Южная Карелия) // Бот. журн. Т. 65. № 1. С. 27—38. (Совместно с В. И. Василевичем).

Болота Таймырского биогеоценологического стационара и его окрестностей (пос. Тарея) // Биогеоценозы таймырской тундры. Л.: Наука. С. 47—58.

Болота Якшинского участка заповедника // Взаимосвязи лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л.: Наука. С. 65—86. (Совместно с О. М. Оленской).

Растительные ассоциации Якшинского профиля // Там же. С. 32—61. (Совместно с В. И. Василевичем, Т. В. Бибиковой).

Состав и структура растительности грядово-мочажинного комплекса // Экология. № 3. С. 22—30. (Совместно с В. И. Василевичем).

1981. Болота-заказники Северо-Запада // Человек и стихия. Л.: Гидрометеоиздат. С. 17—19.

Верховые болота-заказники Ленинградской области как эталоны природных охраняемых территорий // Использование торфяных месторождений. Калинин: Изд-во Калинин. пед. ин-та. С. 3—23.

Влияние рекреационного вытаптывания на болотную растительность // Антропогенные изменения, охрана растительности болот и прилегающих территорий. Минск: Наука и техника. С. 108—113.

Ладога заповедная // Природа и человек. № 4. С. 46—48.

Некоторые итоги и перспективы охраны и рационального использования болот в СССР // Антропогенные изменения, охрана растительности болот и прилегаю-

щих территорий. Минск: Наука и техника. С. 12—19. (Совместно с В. В. Мазингом).

Растительность и природные условия бассейна реки Большой Лесной Рассохи в верхнем плейстоцене // Бот. журн. Т. 66. № 10. С. 1444—1453. (Совместно с В. В. Украинцевой, Х. А. Арслановым, Ж. М. Белорусовой).

1982. Нижне-Свирский заповедник // Человек и стихия. Л.: Гидрометеоиздат.

1983. Болотная растительность Псковской области и ее репрезентативность в системе областных заказников // Рациональное природопользование Псковской области и смежных областей. Псков: Изд-во Псков. пед. ин-та. С. 15—17.

Морфологическая структура сфагновых мхов в разных местообитаниях и ее изменение под влиянием органических удобрений // Экология. № 3. С. 23—28. (Совместно с Е. О. Кузьминой).

Растительность Нижне-Свирского заповедника // Изв. ВГО. Т. 115. Вып. 4. С. 322—328. (Совместно с В. И. Василевичем).

Mire ecosystems in the USSR // Ecosystems of the world. Amsterdam: Elsevier. Vol. 4. Mires: swamp, bog, fen and moor. Regional studies. P. 95—152. (In common with V. Mazing).

1984. Задачи изучения и охраны переувлажненных земель мира (по материалам Симп. ЮНЕП—КОПЕ) // Экология. № 6. С. 86—87. (Совместно с В. В. Мазингом).

О расширении сети охраняемых природных комплексов Ленинградской области // Пути решения вопросов рационального использования и охраны природных ресурсов Ленинграда и Ленинградской области. Л.: Наука. С. 57—65. (Совместно с А. Д. Ивашенцевым и А. М. Семеновой-Тян-Шанской).

Основные итоги и проблемы охраны болот северных регионов // Общие проблемы охраны растительности. Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР. С. 37—42.

О соотношении классификации растительности и торфа // Матер. VII Всесоюз. совещ. по болотоведению. Калинин: Изд-во Калинин. пед. ин-та. С. 18—23.

1985. Вопросы изучения динамики болотных экосистем на заповедных территориях // Теоретические основы заповедного дела. М.: Наука. С. 22—24.

О сфагновых мхах Северо-Запада РСФСР // Бот. журн. Т. 70. № 10. С. 1337—1346. (Совместно с Е. О. Кузьминой).

Редкие растения болот Северо-Запада и организация их охраны // Бот. журн. Т. 70. № 5. С. 688—697.

1986. О классификации болотной растительности (на примере сфагновых топей северо-запада РСФСР) // Бот. журн. Т. 71. № 9. С. 1182—1192.

Основные задачи изучения и охраны болот на современном этапе // Методы изучения болот и их охрана. Вильнюс: Мокслас. С. 5—10. (Совместно с В. В. Мазингом).

Флористический анализ болот // Растительный покров водно-болотных угодий Приморской Прибалтики. Таллин: Изд-во АН ЭССР. С. 21—30.

[Рец.] Экосистемы мира. Болота. Т. 4А. Общие проблемы. (Основные итоги и проблемы в изучении болот мира) // Бот. журн. Т. 71. № 12. С. 1230—1234. (Совместно с Е. А. Галкиной).

1987. К 35-летию конференций-экскурсий ботаников Прибалтийских республик // Бот. журн. Т. 72. № 9. С. 1287—1289. (Совместно с Л. В. Табака).

Реакция болот на полив загрязненными водами животноводческих комплексов // Эксперимент и математическое моделирование в изучении биогеоценозов лесов и болот. М.: Наука. С. 152—155.

Редкие ассоциации болот северо-запада европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 92. Вып. 1. С. 106—114. (Совместно с В. А. Смагиным).

Редкие ассоциации болот северо-запада европейской части СССР (II. Primulo-Schoenetum ferruginei Oberd. 62, Caricetum hostianae ass. nova, Cladietum marisci Allorge 22) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 92. Вып. 4. С. 104—110. (Совместно с В. А. Смагиным).

1988. Болота на берегу озера Разлив // Путеводитель VIII Междунар. конгр. по торфу. Л.: Ленуприздат. 18 с.

Динамика болотной растительности под влиянием стоков свиноводческих комплексов // Тез. VIII Делегат. съезда ВБО. Алма-Ата. С. 412—413.

Первый президент Всесоюзного ботанического общества Иван Парфеньевич Бородин // Бот. журн. Т. 73. № 3. С. 456—461. (Совместно с М. П. Барановым, В. Е. Борейко, Г. М. Борисовской, С. Р. Коклачевой и О. М. Семихатовой).

Ресурсы болот СССР // Раст. ресурсы. Т. 24. Вып. 1. С. 3—12. (Совместно с В. В. Мазингом).

Rhynchospora fusca // Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат. С. 160—161.

The bogs of Leningrad region // Тр. VIII Междунар. конгр. по торфу. Л. Т. 1. С. 47—50.

1989. Анализ флоры листостебельных мхов болот северо-запада РСФСР // Проблемы бриологии в СССР. Л.: Наука. С. 53—61.

О болотах лесной полосы Кольского полуострова // Бот. журн. Т. 74. № 12. С. 1747—1756.

Болота Мурманской области и их ресурсы // Тез. докл. Всесоюз. конф. (Апатиты, 30 нояб.—2 дек. 1989 г.). Апатиты. С. 87—88.

Нижне-Свирский заповедник // Заповедники европейской части РСФСР. Ч. 1. С. 128—151. (Совместно с О. А. Скарлато, В. С. Ипатовым, Г. А. Носковым).

XI Всесоюзное совещание по болотоведению «Проблемы классификации болотной растительности» (Ленинград, 20—22 апр. 1988 г.) // Бот. журн. Т. 74. № 10. С. 1540—1543.

О типах болотной растительности (в связи с подготовкой издания «Растительность СССР») // Тез. VII Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Минск. С. 14—15.

Палеофитоценозы болотных ландшафтов Северо-Запада РСФСР // Структура и развитие болотных экосистем и реконструкция палеогеографических условий. Таллин: Изд-во АН ЭССР. С. 50—54. (Совместно с Е. О. Кузьминой).

Ресурсы болот СССР // Ресурсы болот СССР и пути их использования. Хабаровск: Изд-во ДВО АН СССР. С. 5—17. (Совместно с В. В. Мазингом).

1990. Изменение растительности болот и лесов за 8 лет в Нижнесвирском заповеднике // Заповедники СССР — их настоящее и будущее: Тез. докл. Новгород. Ч. 2. Ботаника. С. 12—14.

Перспективы исследований в области охраны растительного мира // Ботаника XXX. Минск: Наука и техника. С. 55—62.

Сообщества из *Sphagnum fuscum* и *Sphagnum magellanicum* на болотах Северо-Запада РСФСР: опыт классификации // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. Вып. 2. С. 95—108.

Aapa-mires near Leningrad at the southern limit of their distribution // Ann. Bot. Fenn. Vol. 27. N 3. P. 281—286.

Climate // Wetlands and shallow continental water bodies. The Hague. Vol. 1 / Ed. by B. C. Patten. (In common with C. B. Davis).

1991. Мониторинг растительности на охраняемых болотных территориях: задачи, методика, результаты // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Л.: Наука. С. 53—56.

О рекультивации растительности болот // Тез. междунар. совещ. «Освоение Севера и проблемы рекультивации». Сыктывкар. С. 31—33.

О сфагновых мхах полуострова Камчатка // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы. Львов: Изд-во ЛО Ин-та ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР. С. 35—38. (Совместно с Е. О. Кузьминой).

Carbon storage in peat based on regionality of russian mires // Proceed. of the Intern. Workshop on «Carbon cycling in boreal forest and sub-arctic ecosystems. Corvallis». P. 101—107.

The ecology of mires in the Leningrad region (flora, vegetation, peat, typology, regionality, conservation) // Studies of mire ecosystems of Fennoscandia. Petrozavodsk: Nauka. P. 14—25.

1992. Болота северо-запада России и проблемы их охраны // Экологические проблемы северо-запада России. Псков: Изд-во Псков. пед. ин-та. С. 28—31.

Введение // Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области / Тр. БИН РАН. СПб. Вып. 5. С. 3—4. (Совместно с В. И. Василевичем).

Заказник «Глебовское болото» // Там же. С. 214—223. (Совместно с В. И. Василевичем).

Заказник «Гонтовое болото» // Там же. С. 88—91.

Заказник «Ламмин-Суо» // Там же. С. 49—53. (Совместно с Е. О. Кузьминой, Т. В. Бибиковой).

Заказник «Мшинское болото» // Там же. С. 159—173. (Совместно с В. И. Василевичем).

Заказник «Низовское болото» // Там же. С. 64—66. (Совместно с Е. О. Кузьминой).

Заказник «Раковые озера» // Там же. С. 31—43. (Совместно с В. М. Катанской).

Заказник «Сяберский» // Там же. С. 177—181, 183—184. (Совместно с В. И. Василевичем).

Заказник «Термоловский» // Там же. С. 73—80. (Совместно с В. И. Василевичем).

Заказник «Чистый мох» // Там же. С. 223—233. (Совместно с В. И. Василевичем).

Заказник «Юнтоловский» // Там же. С. 60—64. (Совместно с В. И. Василевичем).

Палеофитоценозы болотных ландшафтов Северо-Запада России // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 4. С. 65—75. (Совместно с Е. О. Кузьминой).

Памятник природы «Болото в 50-м квартале» // Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области / Тр. БИН РАН. СПб. Вып. 5. С. 91—92.

Памятник природы «Болото Корпиково» // Там же. С. 154—156.

Памятник природы «Озеро Омчино» // Там же. С. 209—211, 213.

Памятник природы «Репузи (Пудость)» // Там же. С. 144—147, 149.

Памятник природы «Урочище Донцо» // Там же. С. 137—142, 144. (Совместно с В. И. Василевичем, С. Г. Самбуком).

Памятник природы «Чудо-поляна» // Там же. С. 156—158.

Природные условия [в главе III] // Там же. С. 123.

Природные условия [в главе V] // Там же. С. 213—214.

Растительность Ленинградской области и ее разнообразие на особо охраняемых природных территориях // Там же. С. 5—14.

Растительность Нижнесвирского заповедника // Там же. С. 14—20. (Совместно с В. И. Василевичем).

Флора и растительность болот северо-запада России и принципы их охраны: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 32 с.

Carbon balance of forest biomes in the former Soviet Union // IPCC AFOS Workshop 11—15.05.92. University of Joensuu. Finland. P. 7—8. (In common T. Kolchugina, A. Shwidenko, K. Kobak, K. Dixon, T. Vinson).

1993. Предисловие // Вопросы классификации болотной растительности. СПб.: Наука. С. 3—8.

Ритмика прироста и продуктивности некоторых видов рода *Sphagnum* L. в юго-западном Приладожье (Ленинградская область) // Раст. ресурсы. Т. 30. № 1-2. С. 135—142. (Совместно с Е. О. Кузьминой).

Содержание и скорость аккумуляции углерода в болотах бывшего СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 99. Вып. 4. С. 59—68. (Совместно с К. И. Кобак, Т. П. Кольчугиной, Т. Винсоном).

Сообщества из *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. на болотах северо-запада РСФСР // Вопросы классификации болотной растительности. СПб.: Наука. С. 94—103.

Флора и растительность болот северо-запада России и принципы их охраны // Тр. БИН РАН. СПб. Вып. 7. 224 с. (Совместно с В. А. Смагиным).

Conservation of Russion mires — results and problems // Mires and Man. Birmensdorf. P. 310—314.

Identification of carbon quantifiable regions in the FSU using unsupervised classification of AVHRR global vegetation index images // Int. J. Remote Sensing. Vol. 15. N 16. P. 3199—3221. (In common G. Gaston, P. Jackson, T. Vinson, T. Kolchugina, K. Kobak).

1994. Екатерина Алексеевна Галкина (27 XI 1897—24 VI 1993) // Бот. журн. Т. 79. № 11. С. 100—104. (Совместно с Т. К. Юрковской, Т. А. Поповой).

1995. Биоразнообразие листостебельных мхов болот Арктики // Тр. Междунар. конф. по биоразнообразию мхов и лишайников Арктики. СПб. С. 45—46.

Мир островов // Природа. № 6. С. 62—67. (Совместно с В. И. Симачевым, Г. А. Носковым).

Охраняемые природные территории Карельского перешейка. Лесное хозяйство и многообразие природы: Финляндия, Карелия и Карельский перешеек // Изв. Ун-та Йоенсуу (Финляндия). № 34. С. 246—251. (Совместно с Г. А. Носковым).

Социально-экологические оценки охраняемых территорий в США (на примере сырых земель) // Заповедное дело в новых экономических условиях. СПб. С. 48—50.

Carbon pools and accumulation in peatlands of the former Soviet Union // Global Biogeochemical Cycles. Vol. 9. N 1. P. 37—46. (In common with K. Kobak, T. Kolchugina, T. Vinson).

Effects of weathers changes on growth bog and fen vegetation with special reference to interaction with air temperature and pecipitation. Joensuu. P. 13. (In common M. Noskova).

Mires the Kamchatka peninsula // Consortium Masingii. Tartu. P. 37—42.

1996. К вопросу образования грядово-мочажинного комплекса на олиготрофных сфагновых болотах // Гидролесомелиорация: наука — производству. СПб.: Изд-во НИИЛХ. С. 73—77. (Совместно с В. Н. Кирюшкиным, В. К. Константиновым и С. М. Новиковым).

Мхи, водоросли, лишайники Нижне-Свирского заповедника // Флора и фауна заповедников. М. Вып. 62. 34 с. (Совместно с Л. А. Волковой, Е. О. Кузьминой, А. Ф. Лукницкой и др.).

Комплекс бугристо-полигонального (на валиках: Ledum decumbens — Vaccinium vitis-idaea — Rubus chamaemorus — Sphagnum lenense + Cladinae; в центральной мочажине: Carex rotundata — Sphagnum balticum — Hepaticae или Sphagnum compactum + Hepaticae; в трещине-канавке: Eriophorum vaginatum — Sphagnum lenense (Sphagnum majus + S. lindbergii)) болота южной тундры // Зеленая книга Сибири.

Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск: Наука. С. 241—242.

Комплекс полигонального (на валиках: Luzula wahlenbergii — Rubus chamaemorus — Sphagnum fimbriatum; в центральной мочажине: Dupontia fisheri — Carex concolor — Eriophorum vaginatum — Drepanocladus uncinatus — Calliergon sarmentosum; в трещине-канавке: Carex concolor — Eriophorum vaginatum — Sphagnum squarrosum) болота арктической тундры // Там же. С. 242—243.

Комплекс полигонального (на валиках: Salix reptans — Dryas punctata — Carex concolor — Aulacomnium turgidum — Hylocomium splendens var. alaskanum; в мочажине: Carex concolor — C. chordorrhiza — Drepanocladus intermedius + Meesia trifaria; в трещине: Dupontia fisheri — Carex concolor — Drepanocladus intermedius + Meesia trifaria) болота северной субарктической тундры // Там же. С. 243—244.

Кустарничково-осоково-сфагновое (Vaccinium uliginosum — Carex arctisibirica — Sphagnum lenense) болото // Там же. С. 240.

Опыт использования сфагновых болот для очистки сточных вод // Гидролесомелиорация: наука — производству. СПб.: Изд-во НИИЛХ. С. 72—73. (Совместно с В. А. Смагиным и Е. О. Кузьминой).

Полигональное (на валиках: Salix pulchra — Eriophorum polystachion — Dryas punctata — Dicranum angustum + Sphagnum fimbriatum; в мочажинах: Carex concolor — Sphagnum fimbriatum) болото северных субарктических тундр // Зеленая книга Сибири. Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск: Наука. С. 240.

Main mire types in Russia and problems of their protection // Abstr. 10th Int. Peat congr. Vol. 1. Stuttgart. P. 28.

Mire protection in Russia: modern position and problems // Abstr. of 7th field seminar IMCG. Kushiro, Japan. P. 20.

Mire vegetation and its protection in the North of european Russia // Oulanka Reports. Vol. 16. Oulu. Finland. P. 101—103.

Peatlands of boreal zone and global change // Proc. Meeting «Northern Hyytilla (Finland) peatlands». Helsinki. P. 45—50. (In common with M. Noskova).

Role of the mires North-West Russia in carbon accumulation // Proceed. of Intern. Workshop us LTER Network. Korvallis. 25. P. 31—32.

1997. Екатерина Алексеевна Галкина (27.09.1897—24.06.1993). К столетию со дня рождения // Гидротехническая мелиорация земель, ведение лесного хозяйства и вопросы экологии: Тр. СПб НИИ лесн. хоз-ва. СПб. С. 190—191. (Совместно с В. Н. Кирюшкиным, В. Д. Константиновым, С. М. Новиковым и др.).

1998. [Рец.] Global peat resources / Ed. by Eino Lappalainen. Helsinki, 1996. 368 p. // Бот. журн. Т. 83. № 4. С. 153—155. (Совместно с В. В. Мазингом).

© *В. И. Василевич, Е. О. Кузьмина, В. А. Смагин, Т. К. Юрковская*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 VI 1998

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 579

Гербарное дело: Справочное руководство / Под ред. Д. Бридсон и Л. Формана. Перераб. изд. / Пер. с англ. Е. Ю. Еремеевой, Д. В. Гельтмана, И. В. Соколовой; под ред. Д. В. Гельтмана. Рус. изд. Кью: Королевский ботанический сад, 1995. 341 с. + XVI.

G. P. YAKOVLEV. (*A REVIEW*). THE HERBARIUM HANDBOOK. RUSSIAN EDITION. 1995

Несмотря на расширение арсенала методов, используемых систематиками растений, гербарий остается важнейшим инструментом систематики и других отраслей ботаники. Именно поэтому любая новая книга на эту тему вызывает живой интерес специалистов.

На русском языке имеется немало руководств по гербарному делу и прежде всего превосходная книга А. К. Скворцова (1977), которая, к сожалению, уже стала редкостью. Это же можно сказать и о других подобных изданиях. Поэтому появление новой книги, причем переводной, вызывает несомненный интерес.

Данное издание является переводом пособия «The Herbarium Handbook», подготовленного ведущими специалистами Королевского ботанического сада в Кью для проводимых этим всемирно известным учреждением Международных дипломных курсов по методике и технике гербарной работы (о курсах см.: Гельтман, 1993). Русское издание было подготовлено к аналогичным двухнедельным курсам, которые проводились для ботаников стран бывшего СССР в 1995 г. в Санкт-Петербурге при поддержке фонда «Дарвиновская инициатива».

Книга состоит из 41 главы, объединенных в 6 основных разделов, списка литературы и указателя. В первом разделе («Введение»), состоящем из 2 глав, рассматриваются наиболее общие вопросы: значение систематики растений как науки, типы и назначение гербариев.

Во втором разделе (4 главы) рассматриваются требования к гербарным зданиям и их рациональное устройство, материалы, используемые в гербарном деле, изготовление различных типов этикеток, а также борьба с вредителями гербарных коллекций. Особый интерес представляет глава о материалах, подготовленная с истинно британской тщательностью. Внимательное чтение этой главы показывает, что, к сожалению, с точки зрения качества используемых материалов (особенно бумаги), практически все отечественные гербарии вряд ли могут соответствовать строгим британским требованиям, а некоторые виды материалов (например, бескислотная бумага) у нас в гербариях практически неизвестны.

Глава о вредителях и борьбе с ними интересна не только с точки зрения ее основного содержания, но и принятых в Великобритании мер безопасности персонала гербариев.

Самый большой раздел «Приемы гербарного дела и руководства» (14 глав) охватывает очень широкий круг вопросов, включая такие важные, как учет гербарных коллекций, их расположение, монтировку и подготовку к ней, инсерацию, рассылку дублетов, обращение с гербарными листами и др. Специальные главы посвящены вспомогательным коллекциям (спиртовым, плодов и семян) и собраниям иллюстраций и фотографий. Эти главы особенно интересны, поскольку в них излагается иной подход к этим коллекциям по сравнению с отечественной практикой. В Великобри-

тании они обычно часть гербария, в то время как у нас ими занимаются другие подразделения ботанических учреждений, чаще всего музеи. Кроме того, изложены основы ботанической номенклатуры, приведена важнейшая литература, используемая в гербариях, причем даны не только источники, перечисленные в оригинальном издании, но и работы, представляющие особый интерес для ботаников стран бывшего СССР.

В разделе «Дополнительные приемы» (7 глав) приводится информация о методике препарирования цветков, отделенных с гербарных листов, приемы фотосъемки гербарных листов, основные сведения об изготовлении ботанических иллюстраций, данные о географических справочниках, так необходимых при работе с гербарием. Особые главы посвящены работе по изменению расположения гербарных коллекций в соответствии с новыми публикациями (что у нас не принято), приемам подготовки модных в последнее время географических списков (чек-листов), а также применению компьютеров в гербарном деле.

Название следующего раздела «Сбор образцов» (9 глав) говорит сам за себя. Самая большая глава посвящена, разумеется, сбору «обычных» сосудистых растений, а остальные — сбору птеридофитов (особенно крупных), мохообразных, грибов и лишайников, водорослей. Особые главы посвящены сбору материала для банков семян, живых коллекций, а также приемам фотографии в полевых условиях.

Заключительный раздел «Гербарий в общем контексте» (3 главы) содержит информацию о значении гербария для исследований в области экономической ботаники, экологии и охраны природы, причем последняя глава содержит, пожалуй, первое на русском языке понятное изложение сути Конвенции о международной торговле видами, находящимися под угрозой исчезновения (Конвенция СИТЕС), написанное одним из ее инициаторов и авторов Греном Лукасом, долгое время заведовавшим Гербарием сада в Кью.

Безусловно, книга построена на основе опыта гербарной работы, принятого прежде всего в Великобритании, хотя, как правило, дается и сравнение с практикой, принятой в других странах. Возможно, некоторые отечественные ботаники смогут освоить эти приемы (чтобы хотя бы их оценить), например не приветствуемый у нас способ сплошного приклеивания растения к гербарному листу. Другая особенность книги связана с научной тематикой сада в Кью, занимающегося в основном флорой тропиков. Именно поэтому значительное внимание в рецензируемой книге уделяется работе с такими экзотическими для нас объектами, как древовидные папоротники, кактусы или пальмы.

В целом книгу можно оценить как успешную; она безусловно должна быть в библиотеке каждого ботанического учреждения и в личной библиотеке каждого активно гербаризирующего ботаника. Ее можно рекомендовать и для использования в учебном процессе в вузах.

Тем не менее в рецензируемой книге имеются и определенные недостатки. Они относятся прежде всего к качеству перевода (иногда он слишком буквальный). Кроме того, можно было бы внести больше примеров, отражающих практику, принятую в отечественных гербариях, тем более что это было декларировано в предисловиях. По-видимому, редактор перевода находился в жестких временных рамках: ведь книгу необходимо было выпустить к началу гербарных курсов в Санкт-Петербурге.

Отрадно и то, что фонд «Дарвиновская инициатива» выделил средства не только для перевода и публикации книги, но и для бесплатной рассылки по всем центральным библиотекам стран бывшего СССР, библиотекам основных ботанических учреждений, заповедников и т. п.

Можно поздравить как авторов, так и переводчиков книги с хорошо сделанной работой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гельтман Д. В. Международные дипломные курсы по методике гербарной работы (Королевский ботанический сад в Кью, июнь—июль 1991 г. // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 166—170.

Скворцов А. К. Гербарий: Пособие по методике и технике. М., 1977. 200 с.

© *Г. П. Яковлев*

Санкт-Петербургская государственная
химико-фармацевтическая академия

Получено 2 XII 1998

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES Стр.

Artemisia kotuchovii Kupr. sp. nov. 114
Artemisia pineticola Kupr. sp. nov. 115
Euphorbia saurica Baikov sp. nov. 108
Pulsatilla archarensis Kudrin sp. nov. 112

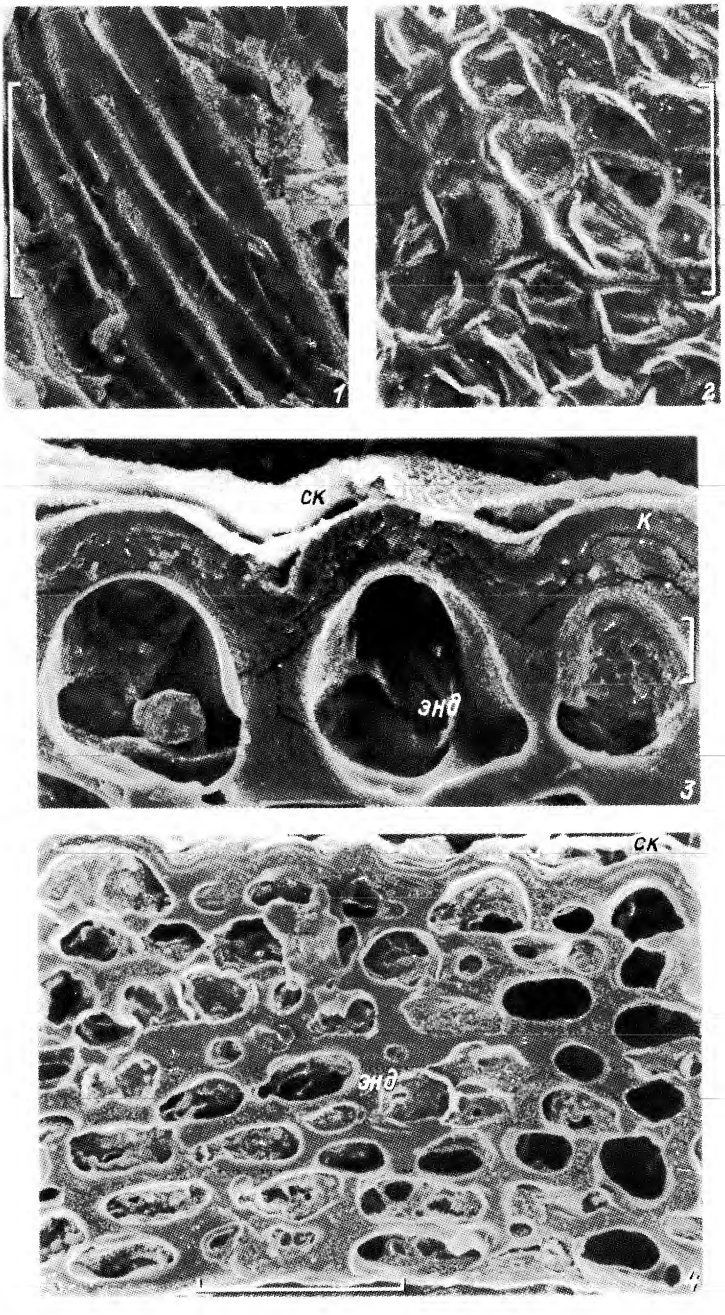


Таблица. *Kaliphora madagascariensis.*

1 — поверхность косточки, *2* — поверхность семени, *3* — фрагмент поперечного среза семени, *4* — фрагмент поперечного среза эндосперма. *к* — кутикула, *ск* — семенная кожура, *энд* — эндосперм. Масштабная линейка: *1*, *2*, *4* — 100 мкм; *3* — 10 мкм.

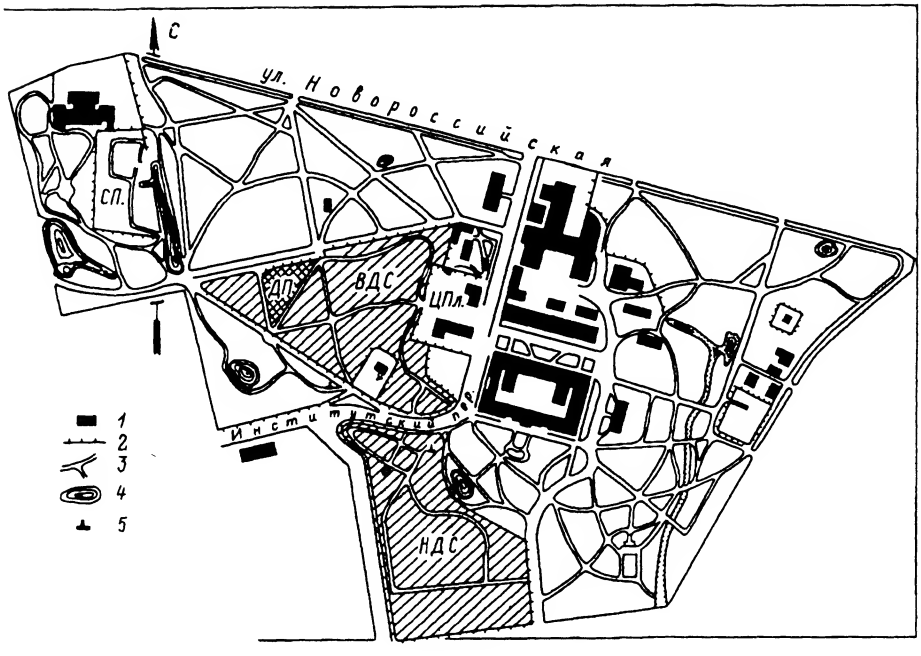


Таблица. Схема парка Санкт-Петербургской лесотехнической академии.

ВДС — Верхний дендросад (4.1 га), *НДС* — Нижний дендросад (2.2 га), *ДП* — декоративный питомник, *СП* — селекционный питомник. *1* — здания, *2* — ограждения, *3* — дорожки, *4* — водоемы, *5* — памятники.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1999. VOL. 4. N 4) Page

Takhtajan A. L., Trifonova V. I. Fruit and seed anatomy of the genus *Kaliphora* (*Kaliphoraceae*) in relation to its taxonomical position 1
Kamelina O. P., Bosmanova N. O. Development of male and female embryonic structures in *Stachys* (*Lamiaceae*) 8
Kashin A. S., Chernishova M. P., Sennikov A. N., Otkalo O. V., Titovets V. V. Speciation potential of the *Pilosella* (*Asteraceae*) agamic complex. 1. Base species 25
Dimeyeva L. A., Kuznetsov L. A. Flora of the Aral seaside belt 39

COMMUNICATIONS 53

Okolodkov Yu. B. Differentiation of phototrophic and heterotrophic *Dinoflagellates* (*Dinophyceae*) by epifluorescence microscopy in the Northern Greenland sea 53
Gontcharov A. A., Osipov S. V. A supplement to the flora of desmids (*Desmidiaceae, Chlorophyta*) of Kamchatka 61
Poryadina L. N. Lichens of Tomponskiy Ulus of Yakutia 66
Popova N. N. Bryophytes of Lipetsk region 72
Lashchinsky N. N., Pisarenko O. Y. The bryoflora of the Salair mountain steppes 79
Zemskova E. A., Sveshnicova L. I. Karyological study of some representatives of the family *Amaryllidaceae* 86
Orlova L. V., Pokrovskaya Yu. V. Pine collection (*Pinus, Pinaceae*) in the Dendrological Garden of St. Petersburg Forest Academy 99

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 108

Baikov K. S. The new species of the genus *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) from the East Kazakhstan 108
Kudrin S. G. A new species of the genus *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*) from Amur region . 112
Kupriyanov A. N. The new species of the genus *Artemisia* (*Asteraceae*) from Altai and Kazakhstan 114

HISTORY OF SCIENCE 117

Linchevsky I. A. Reminiscences of the meetings with N. I. Vavilov 117

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 123

Patrievskaya G. F. Yuri Nikolayevich Neshatayev (on the occasion of his 70th birthday) . 123
Starshova N. P. Rosa Efimovna Levina (1908—1987) (on the occasion of her 90th birthday) 133

OBITUARIES 138

Egorova T. V., Vinogradova V. M. In memoriam: Valentina Nikolaevna Gladkova (25 I 1936—2 IV 1998) 138
Vasilevich V. I., Kuzmina E. O., Smagin V. A., Yurkovskaya T. K. In memoriam: Marina Sergeevna Botch (1931—1998) 145

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 158

Yakovlev G. P. (*A review*). The herbarium Handbook. Russian Edition. 1995 158
Index of new plant names 160

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1999. Т. 84. № 4) Стр.

Тахтаджян А. Л., Трифонова В. И. Анатомия плода и семени рода *Kaliphora* (*Kaliphoraceae*) в связи с его таксономическим положением . . . 1
Камелина О. П., Босманова Н. О. Развитие мужских и женских эмбриональных структур в роде *Stachys* (*Lamiaceae*) . . . 8
Кашин А. С., Чернышова М. П., Сенников А. Н., Откало О. В., Титовец В. В. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella* (*Asteraceae*). 1. Базовые виды . . . 25
Димеева Л. А., Кузнецов Л. А. Флора приморской полосы Аральского моря . . . 39

СООБЩЕНИЯ . . . 53

Околодков Ю. Б. Выявление фототрофных и гетеротрофных динофлагеллат (*Dinophyceae*) в северной части Гренландского моря с помощью эпифлуоресцентной микроскопии . . . 53
Гончаров А. А., Осипов С. В. Дополнение к флоре десмидиевых (*Desmidiaceae, Chlorophyta*) Камчатки . . . 61
Порядина Л. Н. Лишайники Томпонского улуса Якутии . . . 66
Попова Н. Н. Мохообразные (*Bryophyta*) Липецкой области . . . 72
Лащинский Н. Н., Писаренко О. Ю. Бриофлора степей Салаирского кряжа . . . 79
Земскова Е. А., Свешникова Л. И. Кариологическое изучение некоторых представителей семейства *Amaryllidaceae* . . . 86
Орлова Л. В., Покровская Ю. В. Коллекция сосен (*Pinus, Pinaceae*) в дендрологическом саду Санкт-Петербургской лесотехнической академии . . . 99

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 108

Байков К. С. Новый вид рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) из Восточного Казахстана . . . 108
Кудрин С. Г. Новый вид рода *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*) из Амурской области . . . 112
Куприянов А. Н. Новые виды рода *Artemisia* (*Asteraceae*) из Алтая и Казахстана . . . 114

ИСТОРИЯ НАУКИ . . . 117

Линчевский И. А. Воспоминания о встречах с Н. И. Вавиловым . . . 117

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ . . . 123

Патриевская Г. Ф. Юрий Николаевич Нешатаев (к 70-летию со дня рождения) . . . 123
Старшова Н. П. Роза Ефимовна Левина (1908—1987) (к 90-летию со дня рождения) . . . 133

ПОТЕРИ НАУКИ . . . 138

Егорова Т. В., Виноградова В. М. Памяти Валентины Николаевны Гладковой (25 I 1936—2 IV 1998) . . . 138
Василевич В. И., Кузьмина Е. О., Смагин В. А., Юрковская Т. К. Памяти Марины Сергеевны Боч (1931—1998) . . . 145

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 158

Яковлев Г. П. (*Рецензия*). Гербарное дело: Справочное руководство. Русское издание. Кью, 1995 . . . 158
Указатель новых названий растений . . . 160

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 4. 1—160.